BOLETIM

DA

SOCIEDADE BROTERIANA

(fundado em 1880 pelo Dr. JÚLIO A. HENRIQUES)

PUBLICAÇÃO DO INSTITUTO BOTÂNICO DA UNIVERSIDADE DE COIMBRA

REDACTORES:

Dr. L. Wittnich Carrisso

Director do Instituto Botânico

Dr. A. Quintanilha

Professor Catedrático de Botânica

VOL. IX (II SÉRIE)

COIMBRA

IMPRENSA DA UNIVERSIDADE

1934

BOLETIM

DA

SOCIEDADE BROTERIANA

(Sociedade em 1820 pelo Dr. JOSÉ A. HENRIQUES)

PUBLICADO DO INSTITUTO BOTÂNICO DA UNIVERSIDADE DE COIMBRA

REDACTORES:

Dr. L. Wittnich Carrisso

Director do Museu Botânico

Dr. A. Quintanilha

Professor Catedrático de Botânica

VOL. IX (II SÉRIE)

COIMBRA
IMPRENSA DA UNIVERSIDADE
1934

NOUVELLES ÉTUDES CARYOLOGIQUES SUR LE GENRE «NARCISSUS» L.

PAR

ABÍLIO FERNANDES

INTRODUCTION

Parmi les problèmes qui sont à la base de l'étude des sciences biologiques, il en est deux qui, malgré l'attention que leur ont portée les naturalistes, se trouvent encore bien loin d'être résolus. Ce sont:

1) Le problème de la classification naturelle;

2) Le problème de l'évolution.

Le premier, que tous les naturalistes post-linnéens ont souhaité pouvoir résoudre, a été posé pour tous les groupes connus de plantes, mais les caractères les plus accessibles à l'observation, c'est à dire ceux que fournit la morphologie externe, ont été les seuls, ou à peu près, dont on se soit servi. S'il est certain que l'on peut considérer comme parfaits les résultats obtenus pour quelques groupes de plantes, il n'est pas moins certain, non plus, que, pour la plupart des groupes, les classifications proposées sont arbitraires; une révision complète de ces groupes s'impose donc, qui entraînera, sans doute, d'importants remaniements.

Comme les résultats taxonomiques, basés sur les caractères de la morphologie externe, ont été poussés, du moins pour certains groupes, le plus loin possible, et étant donné qu'ils sont incapables de permettre à eux seuls la solution des problèmes qui se présentent à notre esprit, il faudra donc chercher d'autres caractères, qui possèdent une valeur taxonomique indubitable, et qui, en s'associant aux

caractères de la morphologie externe, pourront nous conduire à une solution sinon définitive, du moins satisfaisante, des problèmes en question. On devra donc ajouter, aux caractères de la morphologie externe, les données fournies par l'anatomie, par l'embryologie et par la phytogéographie. Mais, puisqu'une classification naturelle doit s'appuyer sur l'ensemble de l'organisation des êtres vivants, ¿ne pourrait-on se procurer encore d'autres données? Cette question peut trouver une réponse dans les travaux déjà réalisés dans deux branches de la Botanique, très jeunes encore, mais pour lesquelles nous croyons entrevoir un avenir assez riant: la sérologie et la caryo-systématique. Laissant de côté la sérologie, dont la valeur, pour l'établissement de relations phylogénétiques, est tout-à-fait assurée, nous allons nous occuper ici de la caryo-systématique qui nous intéresse plus directement. Tous les travaux, surtout ceux qui ont été realisés dans les trente dernières années, démontrent, d'une façon évidente, l'individualité des chromosomes et leur continuité génétique. Les premiers cytologistes se sont bien rendu compte de ces particularités si intéressantes des chromosomes et ont toujours attribué une grande importance à ces organites, importance qui d'ailleurs se confirme de plus en plus.

S. Navachine et ses disciples, M. Navachine et Delaunay, en employant des procédés techniques appropriés, sont arrivés à vérifier, chez les chromosomes qui forment la garniture chromosomique de chaque individu, l'existence d'un important ensemble de caractères (dimensions, constrictions primaires ou cinétiques, constrictions secondaires ou acinétiques, différences de longueur entre les branches, satellites, etc.), qui possédaient un degré assez élevé de constance. Les découvertes des cytologistes russes ont rendu possible l'étude de l'idiogramme des espèces et l'étude comparative des idiogrammes des formes parentes. Telle est l'origine de la caryologie comparée qui, bientôt, se révéla susceptible d'être appliquée à la solution des problèmes taxonomiques, grâce à la constance du nombre des chromosomes et de leurs caractères morphologiques. Les travaux de S. Navachine et de ses disciples ont donc été les fondements d'un nouvel édifice — la caryo-systématique — qui se développe chaque jour.

Ce n'est que très récemment que l'application de la caryologie à la systématique a donné des résultats, mais ils sont déjà si importants qu'ils nous encouragent à poursuivre dans cette voie. Ces résultats

ont été résumés par nous dans un précédent travail (1931 *b*) et plus récemment, et d'une façon plus compète, par Bruun (1932 *a*). Nous renverrons le lecteur curieux d'approfondir ces sujets aux travaux ci-dessus mentionnés.

Comme la caryo-systématique est assez récente, on comprend qu'on n'ait guère fait de recherches que sur de petits groupes, surtout sur des genres, et que ce n'est que très rarement qu'on a étudié la plupart des espèces dont ces genres sont composés.

D'autre part, les genres étudiés ne se comportent pas tous de la même façon en ce qui concerne les rapports entre la caryologie et la taxonomie; il serait donc audacieux de généraliser les résultats obtenus avant de poursuivre l'étude des genres déjà commencés et d'étendre les recherches à d'autres genres appartenant aux groupes de plantes les plus variés. Dans la plupart des cas, on s'aperçoit de l'accord existant entre les résultats obtenus par la caryologie et ceux donnés par les études de la morphologie externe, ce qui prouve, indiscutablement, la valeur taxonomique des chromosomes, et doit nous encourager à continuer dans cette voie. Néanmoins, il faudra encore de nombreux travaux avant d'arriver à des conclusions définitives.

Dans le but de contribuer à étendre les connaissances des relations entre la caryologie et la systématique, nous avons commencé, en 1930, l'étude caryologique du genre *Narcissus*. Nous avons exposé dans un travail antérieurement publié (Fernandes, 1931 *b*) les résultats de nos premières recherches, qui comprennent l'étude de douze espèces spontanées de la flore du Portugal. En voici le résumé :

Le genre *Narcissus* n'est pas un genre polyploïde, avec le nombre fondamental 7, comme on aurait pu le croire d'après les nombres de chromosomes connus au commencement de nos recherches. Les nombres haploïdes de chromosomes trouvés dans certaines espèces, chez des exemplaires provenant de l'état sauvage, sont de 5, 6 et 7, ce qui forme une série irrégulière additive. D'après ce comportement, on pourra classer *Narcissus* dans le quatrième groupe de ceux que Tischler a décrits en 1928 et 1929 (type *Carex*) ou dans le deuxième groupe de ceux que Jorgensen a établis (1928).

Puis, en étudiant les relations entre la caryologie et la taxonomie nous sommes arrivés à la conclusion suivante: — En suivant l'opi-

nion du taxonomiste portugais Gonçalo Sampaio, en ce qui concerne la délimitation des espèces du genre, chaque espèce peut se distinguer par son idiogramme. Cependant, en suivant le classement d'autres taxonomistes, portugais aussi (Pereira Coutinho et Júlio Henriques), nous constatons que, seules, quelques espèces très proches présentent des idiogrammes semblables — *N. reflexus* et *N. triandrus; N. scaberulus* et *N. calcicola; N. pseudonarcissus* et *N. minor*. Il en ressort que *Narcissus* semble être un genre extrême où la différenciation des espèces a été accompagnée de la diversification des garnitures chromosomiques.

L'étude comparative des idiogrammes des douze espèces étudiées nous a permis d'établir une classification du genre. Dans cette classification la division en sous-genres a été basée sur la forme des chromosomes déterminée par la position de la constriction cinétique. Le premier sous-genre établi est homogène et bien caractérisé par son nombre fondamental (7) et par le fait que toutes les espèces possèdent des chromosomes du même type, la seule différence se rapportant au nombre de chromosomes de chacun des types. Le troisième sous-genre est hétérogène en ce qui concerne le nombre de chromosomes, mais, dans les garnitures chromosomiques de chaque espèce, on trouve des chromosomes du même type ou de types très proches.

Pour le premier sous-genre, les sections ont été obtenues en groupant ensemble les espèces qui possèdent le même nombre de chromosomes du même type; et, pour le troisième sous-genre, en réunissant les espèces qui ont le même nombre fondamental.

Dans notre classification, la position de l'espèce *N. minutiflorus* Willk. (1) est assez douteuse, car, tout en ayant des chromosomes

---

(1) Dans sa «Flora de Portugal», Pereira Coutinho considère *N. minutiflorus* Willk. comme une sous-espèce de *N. gaditanus* Bss. et Reut. Dans un récent travail Gonçalo Sampaio (1931) considère *N. minutiflorus* Willk. comme une espèce distincte, conclusion à laquelle il a été amené par l'observation attentive de la diagnose et de la planche publiées par Willkomm. *N. gaditanus* Bss. et Reut. est considéré comme une variété de *N. jonquilloides* Willd.

Dans notre travail précédent (1931 *b*), nous avons déjà suggéré que *N. minutiflorus* Willk. devrait être considéré comme une espèce distincte d'après le nombre et la morphologie de ses chromosomes. L'accord obtenu, par des voies si différentes, entre nos résultats et ceux de Gonçalo Sampaio, est bien digne de remarque. Désormais, nous traiterons donc *N. minutiflorus* Willk. comme une espèce autonome.

morphologiquement semblables à ceux des espèces du premier sous-genre, elle s'en éloigne par le nombre. Voilà pourquoi nous avons créé, provisoirement, le deuxième sous-genre, auquel n'appartient que cette espèce, en attendant que des recherches ultérieures viennent confirmer ou infirmer ce point de vue.

Une classification plus précise et plus définitive du genre ne pourra être réalisée que lorsque toutes, ou presque toutes, les espèces dont il est composé auront été étudiés, but auquel nous sommes attachés depuis que nous avons commencé nos recherches. Comme nous ne pouvons espérer réunir en une seule fois toutes les espèces que nous n'avons pas encore étudiées, nous avons décidé de publier peu à peu les résultats obtenus dans l'étude des espèces, au fur et à mesure que nous les obtiendrons. Baker (1888) et Richter (1890) ont reconnu, dans le genre *Narcissus*, vingt et une ou vingt deux espèces; il en est quelques-unes parmi elles que nous n'avons pas pu étudier dans notre premier travail: *N. incomparabilis* Mill., *N. juncifolius* Lag., *N. biflorus* Curt., *N. poëticus* L., *N. elegans* Spach., *N. Broussonetii* Lag. et *N. cyclamineus* DC. Ayant pu nous procurer des plantes que nous avons déterminées comme étant *N. incomparabilis* Mill., *N. biflorus* Curt., *N. intermedius* Lois. et *N. cyclamineus* DC. et en faire l'étude caryologique, nous pouvons maintenant réunir les données que nous possédions et celles qui proviennent de l'étude de ces dernières plantes. Il aurait été extrêmement important pour nous d'étudier quelques uns des narcisses d'automne, mais, malheureusement, nous n'avons pu jusqu'ici nous en procurer d'aucune espèce; cependant nous espérons obtenir bientôt des exemplaires de *N. serotinus* L., ce qui nous permettra de commencer l'étude de ces curieuses plantes.

Nous avons d'abord essayé d'augmenter les connaissances déjà acquises sur la caryologie du genre en étudiant d'autres espèces dont nous ne nous étions pas occupés dans notre travail précédent. Ce n'est cependant pas là le seul but de ce travail. L'extraordinaire polymorphisme de quelques espèces du genre est bien connu et même proverbial; sous ce point de vue *N. bulbocodium* L., *N. pseudonarcissus* L., *N. tazetta* L. et *N. jonquilla* L. sont particulièrement intéressants; ces espèces sont constituées par une foule de formes, dont plusieurs ont été considérées, par quelques taxonomistes, comme des espèces distinctes.

¿Ne peut-on donner une explication caryologique à ce polymor-

phisme? Pour répondre à cette question nous avons étudié des individus de la même espèce recueillis dans des localitées différentes et nous croyons avoir apporté quelques données intéressantes à l'explication de ce phénomène.

L'étude des garnitures chromosomiques des espèces, dont nous nous sommes occupés dans notre travail antérieur, n'a pas été parfaite, car nous nous sommes bornés à l'emploi de la méthode de Heitz, c'est à dire de la coction au carmin-acétique. Celle-ci gonfle trop les chromosomes et ne permet, qu'en des cas assez rares, de vérifier la présence de satellites. Nous préciserons maintenant, au moyen d'une technique meilleure, les données obtenues sur la morphologie des chromosomes de quelques espèces déjà étudiées par la méthode de Heitz; nous nous efforcerons aussi de développer ces connaissances, particulièrement en ce qui concerne l'existence ou l'absence de satellites et leurs caractères morphologiques.

Le problème de l'évolution, dont nous avons déjà parlé, a suscité un intérêt encore plus grand que celui provoqué par la classification naturelle. Que les êtres vivants d'une certaine époque puissent, par transformation, produire d'autres êtres vivants différents, voilà ce qui est depuis longtemps un fait établi et dont, aujourd'hui, aucun biologiste ne doute plus. Néanmoins, pour pouvoir bien comprendre l'évolution, il faut savoir comment et pourquoi les êtres vivants se transforment pour produire de nouvelles formes. Depuis une trentaine d'années, le problème de l'évolution a été surtout envisagé dans le cadre de la génétique expérimentale et de la cytologie et l'on commence seulement à soulever un coin du voile qui, pendant si longtemps, a jalousement caché à nos yeux des faits qui pouvaient nous conduire à une interprétation correcte du mécanisme de l'évolution. Des études persévérantes, réalisées sur plusieurs organismes animaux ou végétaux appartenant aux groupes les plus variés, ont mis en évidence une nouvelle modalité de la variation — la mutation — qui, jusqu'en 1900, était restée inaperçue ou presque. Les mutations, variations brusques de grande ou de petite amplitude, affectant un organe quelconque et se produisant dans un sens quelconque, présentent toutes les conditions nécessaires pour nous fournir une explication satisfaisante de l'évolution, car elles sont assez fréquentes (beaucoup plus qu'on ne le pensait autrefois) et possèdent la particularité remarquable de se transmettre héréditairement.

Les mutations peuvent prendre leur origine dans des altérations germinales différentes et on a essayé d'en faire la classification. Cependant, pour plus de facilité dans l'exposition, nous pourrons les réunir en deux groupes:

1) Des mutations produites par des altérations de gènes *(mutations de gènes* ou *mutations factorielles).*

On ne peut observer cytologiquement ces altérations de l'équipement génétique de l'individu, mais on peut les mettre en évidence au moyen d'expériences génétiques faites dans ce but.

2) Des mutations qui sont causées par des altérations chromosomiques de types différents et qui peuvent être mises en évidence par l'étude cytologique, ou pour quelques unes d'entre elles, d'une façon plus précise, par des observations cytologiques associées à des expériences génétiques *(polyploïdie, polysomie, élimination de chromosomes, fragmentation, élimination de segments, soudure ou association, translocation, déficience, duplication, inversion,* etc.).

Les mutations du premier groupe ont lieu fréquemment, comme le démontrent les recherches de Baur chez *Antirrhinum* et *Dianthus,* et celles de T. H. Morgan et de ses élèves chez *Drosophila melanogaster.* Le pourcentage de ces mutations est en tout cas variable selon les groupes étudiés. Elles peuvent apparaître non seulement dans les cultures expérimentales mais aussi dans les conditions naturelles. Les mutations du deuxième groupe peuvent apparaître aussi bien chez des êtres vivants provenant de l'état sauvage que chez ceux des cultures expérimentales.

D'autre part, on vérifie que l'on peut intensifier la fréquence des mutations des deux types (Navachine, 1931, chez *Crepis;* Goodspeed, 1929, 1931 *a*, 1931 *b* et 1932, chez *Nicotiana;* De Mol, 1932 *b*, chez *Hyacinthus;* Lewitsky et Araratian, 1931, chez *Crepis;* Painter et Muller, 1929, chez *Drosophila;* Harris, 1929, Hanson et Winkleman, 1929, Curtiss, 1929, chez *Drosophila* aussi, etc.) au moyen de plusieurs agents, à savoir: la température, les rayons X, les émanations du radium, les rayons ultra-violets, etc. Ceci nous porte à croire que ce sont ces agents, ou d'autres agissant de la même façon, qui sont responsables des modifications observées dans les conditions naturelles. Une fois ces faits vérifiés, il faut donc continuer d'étudier de plus en plus les modifications germinales subies par les individus dans les conditions naturelles, et chercher, en même temps, quels sont les agents qui les déterminent et quel est leur mode d'action.

Il est aisé de croire que, dans quelques groupes d'êtres vivants, l'évolution n'a lieu que par des mutations factorielles, la garniture chromosomique restant ainsi inaltérée en ce qui concerne le nombre des chromosomes et leurs caractères morphologiques. La démonstration de ce fait trouve, peut-être, son explication dans l'existence de groupes plus ou moins étendus, dont les formes voisines possèdent des garnitures chromosomiques semblables (genres *Aloë*, *Tulipa*, *Antirrhinum*, etc.). Dans d'autres groupes, cependant, l'évolution peut avoir eu lieu par l'action isolée des mutations du deuxième type, ou, ce qui est encore plus probable, par l'action combinée de mutations des deux types. Dans ces groupes d'êtres vivants, l'évolution doit évidement affecter la garniture chromosomique en provoquant des modifications chez les chromosomes, soit dans leur nombre, soit dans leurs caractères morphologiques. L'étude caryologique comparative des formes voisines pourra donc nous éclairer sur les procédés par lesquels les garnitures chromosomiques de certaines formes peuvent se changer en celles d'autres formes, ce qui nous permet de reconstituer la voie suivie par l'évolution. Il est donc aisé de comprendre combien la caryologie comparée peut aider à la résolution du problème en question. Les résultats des recherches de Delaunay, 1926, sur *Muscari, Belevallia* et *Ornithogalum;* de Navachine, 1925, 1926, 1931 et de Babcock, 1930, sur *Crepis;* de Darlington sur *Tradescantia;* de Heilborn, 1924, 1928, 1932, sur *Carex;* de Brunn, 1932, sur *Primula;* de Lewitsky, 1931 *e*, sur les *Helleboreae*, etc., sont assez encourageants, bien qu'ils montrent, très nettement, l'énorme complexité du problème.

Au cours de nos recherches précédentes, nous avons acquis la conviction que le genre *Narcissus* est d'origine récente et se trouve en pleine expansion, ce que l'on peut prouver par l'existence d'un petit nombre d'espèces collectives aux formes variées. Cette conviction nous a suggéré l'idée de rechercher, par l'étude comparative de formes différentes de la même espèce, quelques données sur les procédés qui agissent, dans les conditions naturelles, pour différencier des formes nouvelles. Nous chercherons donc, au moyen de cette étude, à découvrir les procédés et les tendances évolutionnaires du genre *Narcissus*.

Les connaissances que nous avons acquises par l'étude comparative des idiogrammes de douze espèces ont été si faibles qu'elles ne nous ont pas permis de tracer, d'une façon satisfaisante, l'évolution

de la garniture chromosomique de ce genre. Nous avons suggéré, d'après les résultats obtenus, que les relations chromosomiques entre les espèces ne pourraient s'expliquer que par la non-disjonction des chromosomes Lp et PP et par l'hybridation. Nous essayerons, maintenant, de tracer d'une façon plus complète l'évolution de cette même garniture chromosomique d'après les données que nous possédions déjà et celles que nous venons d'acquérir.

En résumé, les buts que nous nous sommes proposé dans ce travail sont les suivants:

1) Etendre nos connaissances sur la caryologie du genre *Narcissus*, par l'étude d'espèces qui n'ont pas été comprises dans nos premières recherches.

2) Faire une étude plus rigoureuse de la garniture chromosomique de quelques espèces déjà étudiées, en nous servant d'une technique meilleure que celle que nous avons précédemment employée.

3) Introduire, dans le système de classification du genre, des espèces qui n'avaient pas encore été étudiées, et perfectionner ce même système par l'éclaircissement de quelques points qui nous paraissaient douteux.

4) Obtenir l'explication caryologique de l'extraordinaire polymorphisme de quelques espèces (*N. bulbocodium* L. et *N. tazetta* L.).

5) Rechercher, dans le cadre de la caryologie, les causes qui ont agi et qui agissent encore dans l'évolution du genre, afin d'obtenir des données permetant d'essayer de réconstituer l'évolution de sa garniture chromosomique.

Nous voulons donc essayer de résoudre, pour le genre *Narcissus*, les deux problèmes que nous avons énoncés plus haut; nous espérons que les résultats auxquels nous sommes arrivés contribueront, associés à ceux que d'autres chercheurs ont obtenus en d'autres genres, à formuler des théories générales qui donneront la solution de questions aussi importantes.

Ce travail n'est donc que la suite de celui que nous avons publié (Fernandes, 1931 *b*). Il ne représente qu'un léger progrès de nos connaissances sur la caryologie du genre, puisqu'il nous faut encore étudier quelques autres espèces. Nous essaierons, dans d'autres travaux, de compléter l'étude, dont nous publions maintenant la deuxième partie. Nous y chercherons, en même temps, à résoudre d'autres problèmes intéressants qui se sont présentés à nous dans le cours de ces recherches.

Nous sommes extrêmement reconnaissants envers Monsieur le Prof. Dr. Luiz Wittnich Carrisso, Directeur de l'Institut Botanique, de la sympathie qu'il nous a toujours témoignée, des encouragements qu'il nous a prodigués et de ses généreux efforts pour que rien ne vînt à nous manquer dans le cours de nos recherches.

Nous remercions Monsieur le Prof. Dr. Aurélio Quintanilha, notre initiateur dans les travaux de recherches scientifiques et à qui nous vouons l'admiration la plus profonde, de l'intérêt avec lequel il a toujours suivi notre travail; nous le remercions aussi de ses précieuses suggestions et de son intelligente critique.

Nous remercions Monsieur le Prof. Dr. Eusébio Tamagnini des ressources bibliographiques qu'il nous a fournies, en mettant à notre entière disposition la précieuse bibliothèque de l'Institut d'Anthropologie.

Nous remercions vivement Monsieur le Dr. F. d'Ascensão Mendonça, naturaliste de l'Institut Botanique, des renseignements qu'il a bien voulu nous fournir sur la systématique du genre *Narcissus*.

Nous remercions Monsieur le Dr. José Gonçalves Garcia, notre collègue à l'Institut Botanique, de nous avoir aidé dans la tâche ennuyeuse de la révision des épreuves de ce travail.

Nous remercions Monsieur António Cabral, préparateur de l'Institut Botanique, de l'aide intélligente qu'il nous a prêtée dans l'exécution de la partie technique de ce travail.

Nous remercions Monsieur Francisco de Sousa, collecteur de l'Institut Botanique, des matériaux qu'il a recueillis pour nous pendant ses excursions.

Nous remercions Monsieur José da Silva et Monsieur Francisco Cabral, de l'aide qu'ils nous ont prêtée pendant l'élaboration de ce travail.

CHAPITRE I

Matériel et technique — Terminologie

a) Matériel et technique

Pour réaliser les travaux que nous nous étions proposé de faire, il nous fallait d'abord recueillir des plantes de la même espèce, provenant de localités différentes. C'est ce que nous avons fait en

parcourant notre pays au cours de quelques excursions, faites surtout pendant les vacances de Paques de 1931. Ces excursions nous ont permis de récolter de nombreux bulbes de narcisses appartenant aux espèces *N. bulbocodium* L., *N. reflexus* Brot. et *N. tazetta* L. Puis, les bulbes recueillis avec un peu de terre du lieu d'origine, furent transportés au Jardin Botanique et là, mis en pots, où ils sont encore.

D'autres plantes, étudiées aussi dans ce travail (*N. pseudonarcissus* L., *N. biflorus* Lois., *N. incomparabilis* Mill. et *N. intermedius* Curt.), faisaient partie de la collection des plantes à bulbes de notre jardin. Malheureusement, leur origine est inconnue. Lorsque nous exposerons en détail les observations réalisées, nous indiquerons les localités d'où provient notre matériel.

L'étude des chromosomes peut être faite dans les divisions somatiques, ou bien, dans les divisions réductrices des cellules mères du pollen. Dans les divisions réductrices la détermination du nombre de chromosomes est plus facile à réaliser que dans les divisions des tissus méristématiques du soma; mais, dans le premier cas, les chromosomes sont tellement condensés qu'il devient très difficile d'étudier leurs caractères morphologiques. Voilà pourquoi nous avons préféré étudier les chromosomes dans les mitoses somatiques. Les organes naturellement indiqués, pour cette sorte d'étude, sont les pointes végétatives des racines, car, chez les narcisses, on en obtient en abondance dans la période de leur activité végétative et parce que les figures de mitose y apparaissent en grande quantité. En effet, on peut rarement enregistrer l'absence de figures de mitose, quelle que soit l'heure à laquelle on fasse les fixations, car, comme chacun sait, l'activité de division dans les cellules des monocotylédones varie peu pendant le jour.

Nons avons donc utilisé les pointes végétatives des racines, et nous n'avons employé de jeunes ovaires qu'éventuellement, et surtout dans les cas où nous n'avons pas les premiers organes à notre disposition.

La partie la plus délicate de la technique pour l'étude des chromosomes somatiques est le choix du fixateur, car, comme le dit La Cour (1931), «*perfect fixation of the chromosomes is a prerequisite for their correct description*». Pour cet auteur un bon fixateur doit satisfaire aux conditions suivantes: 1) pénétrer rapidement sans plasmolyser le cytoplasme; 2) conserver la distribution natu-

relle des chromosomes; 3) mettre clairement en évidence les constrictions et les satellites.

Les fixateurs utilisés avec le plus de succès jusqu'ici sont les mélanges d'acide chromique, d'acide acétique et de formol.

Avant de nous décider dans le choix d'un fixateur qui satisfasse aux conditions précitées, nous avons d'abord fait une longue série de fixations au moyen de liquides différents, et nous avons ensuite comparé les résultats obtenus. Les fixateurs que nous avons employés sont les suivants:

1 — Liquide chromo-acétique fort (formule de Chamberlain):

Acide chromique	1 gr.
Acide acétique cristallisable	1 cc.
Eau distillée	100 cc.

2 — Liquide de Helly:

À 9 cc. d'un mélange comprenant:	
Eau distillée	100 cc.
Bichromate de potassium	2,5 gr.
Sublimé	5 gr.
On ajoute au moment de l'emploi:	
Formol à 30 %	1 cc.

3 — Fixateur de La Cour 2 B:

Acide chromique à 1 %	90 cc.
Bichromate de potassium	1 gr.
Sulfate de sodium	0,5 gr.
Urée	1 gr.
Acide acétique 5 %	10 cc.
Acide osmique 2 %	15 cc.
Eau distillée	45 cc.

4 — Liquide de Flemming (fort):

Acide chromique 1 % (solution aqueuse)	15 parties
Acide osmique 2 % (solution aqueuse)	4 parties
Acide acétique cristallisable	1 partie

5 — Liquide de S. Navachine:

Acide chromique 1 %	10 parties
Formol 40 %	4 parties
Acide acétique cristallisable	1 partie

Le formol s'ajoute au mélange chromo-acétique au moment de l'emploi.

6 — Liquide de Navachine (d'après Karpechenko):

Acide chromique 10 % (solution aqueuse).	1,5 cc.
Acide acétique 10 % (solution aqueuse).	10 cc.
Formol (40 vol.) 10 %.	8,30 cc.
Eau distillée.	16,20 cc.

7 — Liquide de Navachine (d'après Bruun):

Solution A:

Acide chromique	2 gr.
Acide acétique cristallisable	20 cc.
Eau distillée	130 cc.

Solution B:

37 cc. de formol du commerce dilués à 150 cc.

Au moment de l'emploi on ajoute, en parties égales, les deux solutions A et B.

Le liquide chromo-acétique fort s'est montré, dès le début, inapplicable, car il gonfle trop les chromosomes; il provoquait une plasmolyse intense et ne révélait pas nettement les constrictions. Néanmoins, il nous a fourni quelques figures assez réussies, bien que rares. Des fixateurs de Helly, de La Cour 2 B et de Flemming fort, celui qui convient le mieux est, sans doute, le liquide de La Cour 2 B qui donne une idée assez nette des constrictions et des satellites, ce qui ne se produit pas avec les autres. Néanmoins, ils ont tous le désavantage de trop conserver le cytoplasme et, lorsque celui-ci est surcoloré, les images que l'on obtient des chromosomes

sont confuses. Le liquide de Helly est encore, de ces trois fixateurs, celui qui donne le moins satisfaction, car, dans des coupes colorées par l'hématoxyline ferrique, les chromosomes, pendant la différenciation dans une solution d'alun de fer ammoniacal, sont vite décolorés, alors que le cytoplasme reste encore extrêmement coloré. Le fixateur de Navachine, ou le formol chromo-acétique, et ses modifications, nous ont fourni les résultats les plus satisfaisants. En effet, on obtient, avec lui, une différenciation parfaite des chromosomes dans un cytoplasme assez transparent, ce qui donne aux métaphases une netteté que l'on n'obtient pas avec d'autres fixateurs. Les propriétés de ce fixateur de détruire partiellement le cytoplasme, de conserver les chromosomes des plaques dans leur position naturelle, de conserver les satellites et de donner une définition nette des constrictions l'indiquent, évidemment, comme devant être utilisé dans l'étude de la morphologie des chromosomes. Les meilleurs résultats que nous ayions obtenus l'ont été avec l'emploi de la modification de Brunn (1931 *b*). Le liquide de Navachine non modifié, ainsi que le même modifié par Karpenchenko, ont presque toujours produit une plasmolyse assez forte qui, tout en agglutinant les chromosomes, ne permet pas de faire l'étude des plaques équatoriales. On a cependant trouvé des figures très bien réussies dans quelques plantes fixées dans ces liquides. En employant le liquide de Navachine, modifié par Bruun, la plasmolyse devient rare et presque toutes les figures prennent une grande netteté. Voilà pourquoi nous avons si fréquemment employé ce fixateur. Dans l'explication des figures nous indiquerons le moyen de fixation, dont nous nous sommes servis pour obtenir chacune d'elles.

La technique employée pour les préparations a été la suivante:

Des bulbes, en pleine activité, mis dans des pots à fleurs, ont fourni des pointes végétatives de racines qui ont été coupées à environ 4 à 5 mm. de l'extrémité et mises dans des flacons contenant 30 cc. de fixateur. Comme les pointes végétatives des racines s'enfonçaient rapidement dans le liquide, nous n'avons jamais dû avoir recours à la machine pneumatique. Les pièces ont été plongées 24 heures dans le fixateur, après quoi on les a lavées à l'eau courante pendant 12 à 24 heures. Puis, on a effectué une déshydratation graduelle jusqu'à l'alcool absolu, l'imprégnation et l'inclusion à la paraffine d'après la technique bien connue. Dès que les blocs ont été taillés, les pointes végétatives ont été coupées transversalement

afin d'obtenir ainsi le plus grand nombre possible de plaques équatoriales vues du pôle. Pour pouvoir faire l'étude rigoureuse du nombre et de la morphologie des chromosomes, il faut obtenir des plaques équatoriales complètes où aucun des chromosomes n'ait été coupé par le rasoir du microtome. Il est évident que l'on risque fort de le faire quand on étudie des plantes pourvues de chromosomes longs et nombreux, ce qui arrive avec plusieurs formes polyploïdes de narcisses. La seule façon d'obtenir des figures convenables est de faire des coupes dont l'épaisseur assure l'existence de figures complètes. Les coupes ont donc été pratiquées en épaisseurs variables, de 10, 12, 15 et 20 μ, selon le nombre soupçonné de chromosomes ; souvent, avant de pratiquer la fixation, nous avons essayé d'évaluer le nombre des chromosomes de la plante en question au moyen de la méthode de Heitz. Quand les coupes avaient été trop minces, nous coupions d'autres blocs jusqu'à que nous obtenions des coupes suffisamment épaisses. Après le collage et l'élimination de la paraffine, nous avons pratiqué le mordançage dans une solution d'alun de fer ammoniacal et la coloration à l'hématoxyline ferrique de Heidenhain. Ce fut d'ailleurs le seul colorant que nous ayions employé et toujours avec des résultats merveilleux. Après la coloration venait la différenciation, à l'alun de fer ammoniacal, soigneusement surveillée au microscope, et ensuite la déshydratation et le montage au baume du Canada selon la technique habituelle.

Nous avons parfois employé la méthode de Heitz (fixation au Carnoy chaud et coction au carmin-acétique), qui nous avait donné de bons résultats dans nos premières recherches. Nous avons surtout employé cette technique pour de jeunes ovules. Nous avons déjà eu l'occasion de décrire ailleurs comment nous opérons (Fernandes, 1931 *b*). Comme il s'agit d'une méthode très rapide, nous l'avons surtout employée pour faire une reconnaissance préalable du nombre de chromosomes de la plante que nous nous proposions d'étudier et aussi pour effectuer la séparation des formes polyploïdes qui existaient parfois dans une population de narcisses. Dans tous les cas, toutefois, les résultats obtenus dans les jeunes ovules, au moyen de cette méthode, ont été comparés aux résultats fournis par les pointes végétatives de racines de la même plante avec des préparations réalisées par inclusion. Cela nous a permis de comparer les chromosomes des ovules avec ceux des racines de la même plante préparés

par inclusion, et, dans tous les cas, nous nous sommes rendus compte que les résultats étaient les mêmes, sauf le gonflement exageré produit par la technique de Heitz et le fait que celle-ci ne conserve que très rarement les satellites. Nous ne nous sommes limités à l'étude des préparations fournies par la technique du carmin-acétique que dans des cas très rares, où nous ne sommes pas arrivés à obtenir des pointes végétatives de racines (*N. pseudonarcissus* × *N. cyclamineus*).

Pour l'étude des grains du pollen de plusieurs formes polyploïdes de *N. bulbocodium* L. nous avons employé, comme milieu de montage, une solution de sacharose à 7,5 %. Cette solution est isotonique, ou à peu-près, avec le suc cellulaire des grains du pollen; elle les conserve donc très bien, les empêche d'éclater et ne provoque pas de plasmolyse.

Nous nous sommes servis, pour nos observations, du microscope Zeiss n.° 53.341 et du microscope binoculaire Reichert n.° 96.718. Celui-ci est certes préférable, car la fatigue visuelle est moindre avec lui.

Comme moyen d'éclairage, nons avons utilisé une lampe ordinaire de 100 bougies, enfermée dans un petit appareil d'éclairage de la maison Leitz.

b) Terminologie

Les recherches de caryologie comparée ont montré que, très souvent, le nombre des chromosomes n'est pas le même chez tous les individus de la même espèce. Pour des individus différents le nombre des chromosomes peut être différent aussi; il est donc de toute utilité de donner à ces nombres des désignations spéciales qui traduisent les relations où ils se trouvent les uns envers les autres.

Ce qui arrive pour les individus de la même espèce arrive aussi pour des espèces voisines. Dans ce cas, il faudra donc employer des termes précis qui puissent traduire les relations existant entre leurs nombres. Les relations entre les nombres des chromosomes étant les mêmes dans les deux cas, nous pourrons donc employer la même terminologie pour tous deux.

C'est Winkler (1916) qui, le premier, a employé une telle nomenclature qui, depuis, a été amplifiée, précisée et critiquée par d'autres auteurs (Täckolm, 1920 et 1922; Langlet, 1927 *a*, 1927 *b* et 1932;

F. v. Wettstein, 1927; Jorgensen, 1928; Bruun, 1932 *a*; et Darlington, 1932).

Winkler (1916) emploie le terme très connu de *haploïde* pour désigner le nombre de chromosomes du gamétophyte et celui de *diploïde* pour désigner le nombre de chromosomes du sporophyte. Le terme *hétéroploïde* qualifie tous les nombres qui s'éloignent du nombre typique *diploïde*. Si ces nombres sont précisement égaux à 3, 4, 5, 6, etc. fois le nombre haploïde, ces nombres sont appellés *polyploïdes;* ceux-ci forment une *série polyploïde, 3 n, 4 n, 5 n, 6 n, ..., 10 n,* etc., dans laquelle les nombres sont nommés respectivement, *triploïdes, tétraploïdes, pentaploïdes, hexaploïdes, ..., décaploïdes,* etc. Si les nombres hétéroploïdes s'éloignent des haploïdes, des diploïdes, ou de l'un quelconque des polyploïdes, d'une ou de plusieurs unités, Winkler les désigne par les mots qu'on obtient en mettant devant ces désignations les prefixes *hyper* et *hypo,* selon qu'il s'agit de différences en plus ou en moins. Nous aurons donc, le nombre haploïde désigné par n et le nombre d'unités qui les séparent des nombres normaux désigné par x: $n-x$, *hypo-haploïdes;* $n+x$, *hyper-haploïdes;* $2n-x$, *hypo-diploïdes;* $2n+x$, *hyper-diploïdes;* $3n+x$, *hyper-triploïdes;* etc., etc. Winkler donne le nom d'*ortoploïdes* aux nombres pairs de chromosomes, et d'*anorthoploïdes* aux nombres impairs.

Le même auteur en 1920 définit le nombre *haploïde* comme étant le plus petit nombre, observé ou calculé, d'une série polyploïde de nombres de chromosomes.

Täckolm (1922) a introduit les termes *euploïde* et *aneuploïde.* Les nombres *euploïdes* sont ceux qui sont exactement multiples d'un certain *nombre fondamental* (le *Grundzahl* des auteurs allemands). Il se peut que ce *nombre fondamental* soit le nombre haploïde le plus petit observé chez les individus de la même espèce ou dans un groupe d'espèces assez proches, ou, tout au contraire, qu'il soit un nombre calculé et plus petit qui ne se rencontre, comme nombre réduit de chromosomes, chez aucun des individus d'un certain groupe systématique. Donc, si n est le *nombre fondamental* les nombres $2n$, $3n$, $4n$, $5n$, etc. sont *euploïdes* et forment une *série euploïde.* Pour Täckolm, tous les nombres qui ne sont pas des multiples exacts du nombre fondamental sont des *aneuploïdes.* Ainsi, pour Täckolm, les nombres de chromosomes *hypo-* et *hyperploïdes* de Winkler sont aneuploïdes.

L'auteur appelle respectivement *euploïdie* et *aneuploïdie* le phéno-

mène de l'apparition, dans un certain groupe systématique (espèce, genre, tribu, etc.), de nombres qui présentent l'une ou l'autre de ces deux relations.

Langlet (1927 *a*, 1927 *b* et 1932) propose le remplacement du terme *haploïde*, défini par Winkler en 1920, par le terme *monoploïde*. Le nombre *monoploïde* est représenté par *p*, et une *série polyploïde* sera constituée par les nombres *p*, *2p*, *3p*, *4p*, *5p*, etc., respectivement *monoploïde, diploïde, triploïde, tétraploïde,* etc. Le terme *haploïde* n'est employé que pour désigner le nombre réduit de chromosomes (nombre qui s'observe après une division réductrice) par opposition à celui qui n'est pas réduit, sans la moindre relation avec le chiffre absolu de chromosomes. Le terme *diploïde* est donc employé par lui comme représentant deux fois le nombre monoploïde, et ne représente jamais le nombre de chromosomes non réduit. Celui-ci, il le nomme nombre *somatique,* qui est ainsi l'opposé de *haploïde*. De Mol (1928) et Florin (1932) suivent cette terminologie.

F. v. Wettstein (1927), dans son important travail sur l'hétéroploïdie, suit surtout la terminologie de Winkler. À la page 313 il donne la définition du *nombre fondamental: «Ieder Organismus besitz zünachts eine bestimmte einfache, haploide Chromosomenzahl. Wir wollen sie die Grundzahl* n *nennen»*. Les termes *hétéroploïde, diploïde, polyploïde, triploïde, tetraploïde,* etc., *orthoploïde* et *anorthoploïde* sont employés dans l'acception que leur donne Winkler. Il en est de même pour les termes *hyper-* et *hypoploïdes*. Il suit aussi Winkler quand il emploie le mot *génome* dont il donne la définition suivante : *«eine bestimmte haploide Chromosomengarnitur mit ihren bestimmten Gehalt an mendelnden Genen»*. Si un, deux, ou plusieurs génomes entrent dans la constitution chromosomique des formes, l'auteur leur donne le nom de *monogénomatiques, digénomatiques* et *polygénomatiques,* respectivement. Si les *génomes,* qui entrent dans la composition de la série présentée, sont tous égaux, on dit, des formes, qu'elles sont *isogénomatiques*. Si, au contraire, les *génomes* sont différents, alors les formes prennent le nom de *anisogénomatiques*.

En tenant compte de l'alternance des générations, F. v. Wettstein établit des races *univalentes (gamophase haploïde + zigophase diploïde),* des races *bivalentes (gamophase diploïde + zigophase tétraploïde),* des races *trivalentes (gomophase triploïde + zigophase hexaploïde),* etc.

Jorgensen (1928, pag. 135) n'emploie pas le terme *hétéroploïde* dans l'acception que lui donnent Winkler et Wettstein et l'emploie

pour désigner les nombres constitutifs de la série *n*, *2n*, *3n*, *4n*, etc. Les nombres plus élevés de cette série, *3n*, *4n*, *5n*, etc., sont, comme dans la terminologie de Winkler et d'autres, nommés *polyploïdes*. Pour les nombres irréguliers Jorgensen emploie le terme *aploïde*.

Pour éviter les confusions, il remplace les termes *haploïde* et *diploïde* par les termes *gamétique* et *somatique* quand il veut désigner les nombres de chromosomes des deux phases nucléaires de la vie de l'individu. L'auteur ne croit pas nécessaire de remplacer *haploïde* par *monoploïde* comme Langlet le propose.

Bruun (1932 *a*) reproche à Jorgensen le manque de précision de sa définition de nombre *aploïde*, et croit que les mots *polyploïde, héteroploïde, euploïde, aneuploïde et aploïde* peuvent être tous employés pour donner l'idée des relations existant entre les différents nombres. Voici les définitions que Bruun donne de l'*aneuploïdie* et de l'*aploïdie* : Aneuploïdie — «*The numbers observed are not in multiple relation to each other, but some odd chromosomes are missing or have been duplicated*».

Aploïdie — «*Diversity of chromosome number through appearance of chromosomes of deviating type*».

D'après Darlington (1932) le nombre fondamental est «*le nombre de chromosomes trouvé chez les gamètes d'un diploïde ancêtre d'un polyploïde*». Le nombre étant désigné par x, la série polyploïde est donc représentée par *x*, *2x*, *3x*, *4x*, etc. Chacun des nombres y prend respectivement le nom de *haploïde, diploïde, triploïde, tétraploïde,* etc. Le nombre de chromosomes du zygote est répresenté par *2n*, car, habituellement, il est le résultat de la réunion de deux gamètes porteurs chacun d'un nombre *n*.

Il serait évidemment très souhaitable que tous les auteurs fussent d'accord sur la terminologie à employer. Or, d'après ce qui précède, nous nous rendons aisément compte qu'une certaine confusion règne déjà entre les auteurs, puisque quelques uns emploient le même terme dans un sens différent, et d'autres emploient des termes différents, avec le même sens.

Pour éviter des confusions nous allons dresser la liste des termes à employer comme étant ceux qui nous semblent le mieux adaptés à l'usage que nous en ferons. À propos de chacun d'eux nous citerons l'auteur suivi :

Nombre fondamental est employé dans le sens qui lui est attribué

par Winkler, Wettstein et Darlington. Nous n'emploierons donc pas le terme *monoploïde* de Langlet que nous ne croyons pas nécessaire. Nous représenterons ce nombre par la lettre x, d'accord avec Darlington.

Hétéroploïde sera employé d'après Winkler et Wettstein ; nous ne suivrons donc pas Jorgensen.

Orthoploïde, *anorthoploïde*, *hyperploïde* et *hypoploïde* seront employés aussi d'accord avec les définitions de Winkler. Nous représenterons la série polyploïde par x, $2x$, $3x$, $4x$, etc., et les nombres seront respectivement nommés *haploïde*, *diploïde*, *triploïde*, *tétraploïde*, etc. Nous donnerons, comme d'ailleurs tous les auteurs le font, le nom de *polyploïdie* au phénomène de l'apparition de ces nombres. Comme Kihara et Ono (1926), nous signalerons deux phénomènes différents dans la polyploïdie : *Autopolyploïdie* et *Allopolyploïdie*. Voici la définition qu'ils en donnent : « *Unter Autopolyploidie versteht man die Verdoppelung desselben Chromosomensatzes ; unter Allopolyploidie die durch das Zusammenkommen verschiedener Chromosomensätze auf dem Wege der Bastardierung erfolgte Chromosomenvermehrung* ».

Les formes résultant de ces phénomènes sont nommées *autopolyploïdes* et *allopolyploïdes* et seront, respectivement, *isogénomatiques* et *anisogénomatiques*. Nous donnerons le nom d'*euploïdie* au phénomène de l'apparition de nombres chromosomiques qui sont des multiples exacts d'un certain nombre fondamental. Leurs formes se nomment *euploïdes* (Täckolm).

Nous nommerons *aneuploïdie* le phénomène de l'apparition de nombres de chromosomes irréguliers, qui ne sont pas multiples d'un certain nombre fondamental. Les nombres et leurs formes seront nommés *aneuploïdes*. Les chromosomes des formes voisines peuvent appartenir au même type ou à des types différents. Ainsi le mot *aneuploïdie* correspond à la fois à l'*aneuploïdie* et à l'*aploïdie* de Bruun et à l'*aploïdie* de Jorgensen. Ce dernier mot, tout correct que nous le croyons, est rejeté pour des raisons phonétiques (confusion de aploïde avec haploïde). Comme nous l'avons déjà dit ces désignations sont employées non seulement pour spécifier les relations existant entre les nombres des chromosomes de formes différentes de la même espèce, mais encore celles qui existent entre les nombres de chromosomes d'espèces voisines. Ainsi quand il s'agit des espèces du genre *Narcissus*, où l'on trouve les nombres 7 et 10, nous dirons que ces nombres sont *aneuploïdes*.

Les termes *gamétique* et *somatique* seront employés pour désigner, respectivement, le nombre chromosomique des deux phases nucléaires de la vie d'un individu (acception de Jorgensen); ils seront représentés par n et $2n$.

Pour les formes *polysomiques* nous emploierons la terminologie de Blakeslee et de ses colaborateurs; pour qu'on puisse la comprendre plus facilement nous en avons fait un résumé que nous présentons dans le Tableau I; les chromosomes de la garniture chromosomique haploïde sont réprésentés par les lettres A, B, C, D, E et F. Nous aurons donc: $x+1$ *simple disomique haploïde;* $x+2$ *simple trisomique haploïde;* $2x+1$ *simple trisomique diploïde;* $2x+1+1$ *double trisomique diploïde;* $2x+2+2$ *double tétrasomique diploïde;* etc. Pour les formes ayant un dégré de polyploïdie supérieur à $3x$ on fera la même chose.

TABLEAU I

Haploïde

	Déficient x − 1		Normal x	Disomique x + 1	Trisomique x + 2	Tétrasomique x + 3	...
Simple	— A B — C ou C D D E E F F etc.		A B C D E F	AA A B BB C ou C D D E E F F etc.	AAA A B BBB C ou C D D E E F F etc.	AAAA A B BBBB C ou C D D E E F F. etc.	. .
				x + 1 + 1	x + 2 + 2	x + 3 + 3	
Double				AA A BB BB C ou CC D D E E F F etc.	AAA A BBB B C ou CCC D DDD E E F F etc.	AAAA A BBBB BBBB C ou C D DDDD E E F F etc.	...
				x + 1 + 1 + 1	x + 2 + 2 + 2	x + 3 + 3 + 3	
Triple				AA A BB BB CC ou CC D D E EE F F etc.	AAA A BBB BBB CCC ou C D DDD E EEE F F etc.	AAAA AAAA BBBB B CCCC ou C D DDDD E EEEE F F etc.	...
				⋮	⋮	⋮	

TABLEAU I (cont. a)

Diploïde

	Monosomique 2x − 1	Normal 2x		Trisomique 2x + 1	Tétrasomique 2x + 2	Pentasomique 2x + 3	...
Simple	A AA BB B CC ou CC DD DD EE EE FF FF etc.	AA BB CC DD EE FF	Simple	AAA AA BB BBB CC ou CC DD DD EE EE FF FF etc.	AAAA AA BB BBBB CC ou CC DD DD EE EE FF FF etc.	AAAAA AA BB BB CC ou CCCCC DD DD EE EE FF FF etc.	...
	2x − 1 − 1			2x + 1 + 1	2x + 2 + 2	2x + 3 + 3	
Double	A AA B B CC ou C DD DD EE EE FF FF etc.		Double	AAA AA BBB BBB CC ou CCC DD DD EE EE FF FF etc.	AAAA AA BBBB BB CC ou CCCC DD DDDD EE EE FF FF etc.	AAAAA AA BBBBB BB CC CCCCC DD ou DDDDD EE EE FF FF etc.	...
	2x − 1 − 1 − 1			2x + 1 + 1 + 1	2x + 2 + 2 + 2	2x + 3 + 3 + 3	
Triple	A AA B B C CC DD ou D EE E FF FF etc.		Triple	AAA AA BBB BBB CCC ou CC DD DDD EE EEE FF FF etc.	AAAA AA BBBB BB CCCC ou CCCC DD DDDD EE EEEE FF FF etc.	AAAAA AA BBBBB BBBBB CCCCC ou CCCCC DD DDDDD EE EE FF FF etc.	...
	⋮			⋮	⋮	⋮	

TABEAU I (cont. b)

Triploïde

	Monosomique 3x − 2	Disomique 3x − 1	Normal 3x	Tétrasomique 3x + 1	Pentasomique 3x + 2	...
Simple	A AAA BBB B CCC CCC DDD ou DDD EEE EEE FFF FFF etc.	AA AAA BBB BB CCC CCC DDD ou DDD EEE EEE FFF FFF etc.	AAA BBB CCC DDD EEE FFF	AAAA AAA BBB BBBB CCC ou CCC DDD DDD EEE EEE FFF FFF etc.	AAAAA AAA BBB BBB CCC CCCCC DDD ou DDD EEE EEE FFF FFF etc.	. .
	3x − 2 − 2	3x − 1 − 1		3x + 1 + 1	3x + 2 + 2	
Double	A AAA B BBB CCC C DDD ou D EEE EEE FFF FFF etc.	AA AAA BB BB CCC CC DDD ou DDD EEE EEE FFF FFF etc.		AAAA AAA BBBB BBB CCC CCCC DDD ou DDDD EEE EEE FFF FFF etc.	AAAAA AAA BBBBB BBB CCC CCCCC DDD ou DDDDD EEE EEE FFF FFF etc.	...
	3x − 2 − 2 − 2	3x − 1 − 1 − 1		3x + 1 + 1 + 1	3x + 2 + 2 + 2	
Triple	A AAA B BBB C CCC DDD ou D EEE E FFF F etc.	AA AAA BB BB CC CC DDD ou DD EEE EEE FFF FFF etc.		AAAA AAA BBBB BBBB CCCC CCCC DDD ou DDDD EEE EEE FFF FFF etc.	AAAAA AAA BBBBB BBBBB CCCCC CCCCC DDD ou DDDDD EEE EEE FFF FFF etc.	. .
	⋮	⋮		⋮	⋮	

Pour ce qui est des formes où deux ou plus chromosomes différents sont affectés d'une façon différente aussi, leur nom sera obtenu, d'abord, en indiquant par les désignations double, triple, etc. le nombre de types de chromosomes qui s'éloignent de la constitution normale. Nous ferons suivre ces désignations des mots *monosomique, disomique, trisomique,* etc.; celles-ci indiquant les nombres de chromosomes des types dont il s'agit. L'un des mots, haploïde, diploïde, etc., suivra ces désignations, d'après la composition normale correspondente.

L'exposition que nous venons de faire deviendra plus claire avec les exemples que nous présentons ci-dessous :

Une forme avec la composition

A A A
B B
C
D
E
F
} x+2+1

sera nommée un *double disomique trisomique haploïde,* ou plus rapidement encore, un *double di-trisomique haploïde.*

Nous aurons donc aussi

A A
B B B
C C
D
E
F
} x+1+2+1

triple disomique disomique trisomique haploïde ou plus rapidement, *triple didi-trisomique haploïde.*

A A A
B B
C C C
D
E
F
} x+2+1+2

triple di-ditrisomique haploïde.

AAAAA
BBB
CCC
DD
EE
FF
} 2x+1+1+3

triplé ditri-pentasomique diploïde.

AAA
BBBBB
CCCC
DDDD
EEEEEE
FFF
} 3x+2+1+1+3

quadruple ditétra-penta-hexasomique triploïde.

Le terme *génome* est employé d'accord avec la définition de Wettstein, ainsi que les termes *monogénomatique, digénomatique, isogénomatique* et *anisogénomatique*. Nous parlerons aussi de *races bivalentes, trivalentes,* etc., d'après le même auteur.

Nous ajouterons quelques notes à la classification des chromosomes employé dans cette étude. Dans notre travail précédent (1931 *b*) nous avons employé, pour la représentation des chromosomes, la classification de Heitz (1926), que nous avons un peu modifiée. Les modifications introduites consistent dans l'emploi des lettres L ou l, M ou m et P ou p, initiales des mots latins *longus, medius* et *parvus,* pour représenter la longueur relative des branches des chromosomes; nous avons créé aussi deux types intermédiaires de chromosomes, Lm et lm, qui n'existent pas dans la classification de Heitz (1). Maintenant nous emploierons aussi cette classification, car elle est très commode pour la description des idiogrammes des espèces. Heitz n'a pas donné, non plus, dans sa classification, une représentation spéciale aux chromosomes satellitifères; nous amplifierons notre classification sur ce point en représentant le satellite par une apostrophe placée sur la lettre qui représente la branche du chromosome qui le porte. Cette représentation a déjà été employée par la

(1) Pour d'autres détails, voir notre travail «Estudos nos cromosomas das Liliáceas e Amarilidáceas», *Boletim da Sociedade Broteriana,* vol. VII (2.ª série), 1931.

caryologiste américaine Helen Sorokin (1929). Nous aurons donc de plus, les types suivants de chromosomes:

L L′, L l′, L m′, L p′, L.′, l l′, l$_1$′, l m′, l p′, l.′, P P′, P p′, P.′, p.′

Dans notre travail précédent nous avons employé, d'après Heitz (1926), les mots *symétrique* et *asymétrique* pour désigner, respectivement, les chromosomes qui ont des constrictions cinétiques médianes et ceux qui les possèdent non-médianes. Or, Bruun (1932) montre que l'emploi des mots cités est inexact parce que: 1) un chromosome qui possède une branche portant un satellite et qui a la constriction cinétique médiane n'est pas symétrique; 2) un chromosome, tout en ayant la constriction cinétique médiane, peut ne pas être symétrique si l'une des branches seulement a des constrictions secondaires; 3) en admettant l'hypothèse de l'arrangement liniaire des gènes sur les chromosomes, un chromosome ne pourra être symétrique que si nous prenons le mot dans un sens assez peu précis, car sa matière est, évidemment, très différente de chacun des côtés du centre d'attraction; 4) S. Navachine (1912) emploie le mot asymétrique dans un sens tout à fait différent. Puisque des faits montrent que ces termes sont impropres, Bruun suggère leur remplacement par les termes *isoscèles* et *hétéroscèles* employés par Darlington (1926). En tout cas, nous remplacerons ces termes par leurs équivalents «*isobrachial*» et «*hétérobrachial*» d'accord avec la classification de Lewitsky (1931). Des chromosomes *isobrachiaux* sont donc ceux qui ont les deux branches de même longueur (constriction cinétique médiane); des chromosomes *hétérobrachiaux* sont ceux dont les deux branches ont une longueur différente. Les chromosomes dont la branche courte est très petite, c'est-à-dire, les types L., l,, P. et p., seront nommés *céphalobrachiaux,* également d'après Lewitsky.

CHAPITRE II

L'hétéroploïdie chez «Narcissus bulbocodium» L.

Haworth divise les narcisses en 16 genres, dont le premier est nommé *Corbularia.* Dans ce genre, il distingue 10 espèces. Plus tard, les taxonomistes ont réuni tous les genres de Haworth en un seul; dans le groupe *Corbularia,* que quelques-uns considèrent comme

un sous-genre et d'autres comme une section, ils distinguent encore plusieurs espèces (Gräells, Willkomm, etc.). Baker (1875 et 1888) rassemble toutes les formes que l'on avait considérées jusqu'alors comme des espèces distinctes et obtient ainsi, dans le groupe *Corbularia,* l'espèce linnéenne *N. bulbocodium* L. La plupart des taxonomistes qui se sont occupés dernièrement du genre *Narcissus* ont adopté ce point de vue. Cependant, en réunissant toutes ces formes, Baker vérifie que quelques-unes sont assez distinctes; il les considère comme des variétés tout-à-fait définies (var. *Graellsii* Webb., var. *nivalis* Graells, var. *hedraeantha* Webb. et Held., var. *citrinus* Baker et var. *monophyllus* Durieu). Les faits mentionnés ci-dessus indiquent, d'une façon évidente, que *N. bulbocodium* L. est extrêmement polymorphe. En effet, les caractères que les taxonomistes emploient y sont très variables: ainsi, les exemplaires varient beaucoup aux point de vue de la grandeur et de la forme du bulbe, de la couleur des tuniques externes du bulbe, de la longueur des feuilles par rapport à la hampe florale, de la longueur de la spathe, du pédicelle, de la couronne, des divisions périgonales, de la position du style, etc., etc. Nous avons eu l'occasion de nous apercevoir de cet extrême polymorphisme quand nous avons fait quelques excursions dans notre pays, où *N. bulbocodium* est extrêmement répandu.

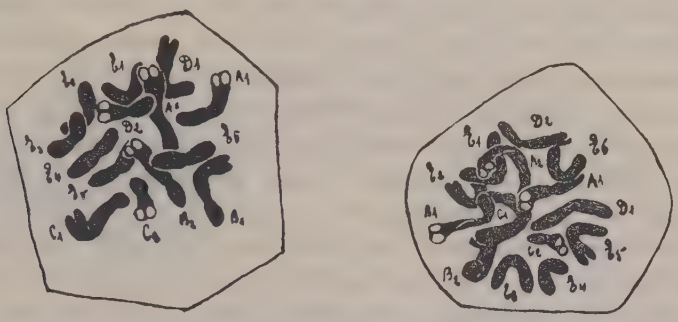
Des études auxquelles nous nous sommes livrés pendant ces excursions, l'impression nous est restée que cette espèce se trouve encore en pleine expansion et en pleine activité de différenciation de formes. Cela nous a donné l'idée d'étudier caryologiquement des exemplaires de plusieurs localités, soumis à des conditions différentes de milieu, pour essayer de nous rendre compte du mécanisme de l'apparition de ces formes nouvelles surgies dans la nature et d'interpréter quels sont les facteurs qui ont pu agir et qui agissent encore sur l'évolution de l'espèce. Cette étude nous permettait aussi d'expliquer le polymorphisme dont nous avons parlé. Voici les résultats obtenus:

1 — NARCISSUS BULBOCODIUM DES ENVIRONS DE COIMBRA (FIGS. 1 ET 2, PL. I)

Bulbe sphérique, aux écailles externes de couleur foncée, de 14–17 mm. de diamètre. Feuilles dressées, demi-cylindriques, faiblement canaliculées sur la face dorsale, de 80–170 mm. de longueur et

1,5–2 mm. de largeur à la base. Scape cylindrique, plus court que les feuilles (75-125 mm.). Périgone de 30 mm. de longueur. Tube obconique aussi long que la couronne (15 mm.). Divisions périgonales lancéolées, moins longues que la couronne (10 mm. de longueur et 1 mm. de largeur dans la base). Style long, exsert.

D'après cette description, on voit que l'exemplaire étudié correspond au type moyen de la description de Baker (excepté en ce qui concerne la longueur des divisions périgonales) et à la variété *genuinus* de la sous-espèce *vulgaris* de Pereira Coutinho.



1 2

Figs. 1 et 2 — Métaphases dans des cellules du périblème de la pointe végétative d'une racine de *N. bulbocodium* var. *genuinus* des environs de Coimbra. A_1 A_2, B_1 B_2, C_1 C_2, les trois paires de chromosomes Lp; D_1 D_2, chromosomes lm; E_1-E_6, les trois paires PP. Fix. Navachine (Bruun). × 2000.

Les exemplaires étudiés dans notre travail antérieur (Fernandes, 1931 *b*) aussi bien que celui étudié maintenant, provenant tous de la même localité, se sont révélés des diploïdes, ayant, dans leurs metaphases somatiques, 14 chromosomes. L'examen de quelques anaphases, obtenues au moyen de la technique de Heitz, nous a permis d'établir, en 1931, l'idiogramme de cette espèce, représenté par la formule:

$$2\,n = 6\,Lp + 2\,lm + 6\,PP$$

Les résultats auxquels nous sommes maintenant arrivés, en examinant des préparations obtenues par la méthode d'inclusion, confirment nos premières observations, ce qui permet donc de maintenir la formule établie (figs. 1 et 2, et fig. 2, Pl. I).

Il y a une petite différence de longueur entre la branche courte de chacune des trois paires de chromosomes Lp, ce qui permet de les distinguer. La première paire (A_1 A_2, figs. 1 et 2) a la branche courte plus longue que les deux autres; la deuxième (B_1 B_2, figs. 1

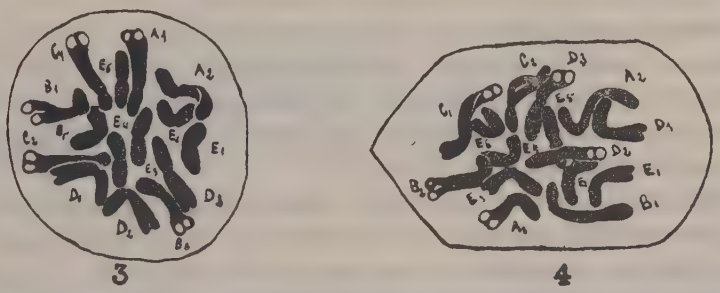
et 2) a une longueur intermédiaire, et la troisième (C_1 C_2, figs. 1 et 2) a la constriction primaire tout près de l'extrêmité, ce qui montre que ce chromosome est presque céphalobrachial. On peut observer aussi ces distinctions dans une figure que nous avons antérieurement publiée (Fernandes, 1931, fig. 1, Pl. VIII). On confond souvent les deux chromosomes lm (D_1 D_2, figs. 1 et 2) avec les chromosomes Lp, et surtout avec la première paire, quand ils ne se trouvent pas bien disposés sur les plaques équatoriales. Néanmoins, quand ces chromosomes se trouvent convenablement disposés cette erreur ne se produit plus (D_1 D_2, fig. 2). On ne peut pas confondre les chromosomes PP (E_1-E_6, figs. 1 et 2) avec aucun des autres; mais, entre eux, il y a tellement de ressemblance qu'il devient impossible de reconnaître les élements des paires de ces chromosomes. Ils ont tous la forme d'un v minuscule ayant la constriction primaire médiane ou presque.

Dans une plaque équatoriale, nous avons cru remarquer que, parmi ces six chromosomes, deux avaient la constriction submédiane et étaient pourvus de satellites aux extrémités des branches courtes (fig. 2, pl. I, le chromosome placé dans la région moyenne de la plaque). En attendant que, dans l'avenir, d'autres recherches nous permettent de montrer d'une façon convaincante que nous ne nous sommes pas trompés, nous ne faisons maintenant qu'indiquer ce fait, car nous croyons qu'une observation unique ne suffit pas à établir, d'une façon probante, l'existence d'une paire de chromosomes satellitifères. En tout cas, cela étant, on trouvera, chez *N. bulbocodium,* une paire de chromosomes du type Pp' parmi les trois paires de chromosomes courts, ce qui est d'ailleurs très probable, puisque dans toutes les espèces du genre que nous avons étudiées, nous avons rencontré une paire de ces mêmes chromosomes, et il serait assez étrange que cette espèce n'eût pas de chromosomes pourvus de satellites.

En étudiant la variété «*Common Hooped Petticoat*» aux fleurs doubles, Nagao (1929) y a trouvé aussi 14 chromosomes, ce qui montre que cette variété cultivée est diploïde. L'auteur, qui a employé, comme moyen de fixation, le liquide Flemming fort — ce qui ne permet pas de faire l'étude de la morphologie des chromosomes avec autant de précision que le fixateur de Navachine — ne décrit pas les chromosomes; il n'a pas établi leur homologation en paires. La comparaison de nos figures avec celles de Nagao ne nous permet pas de vérifier si les types de chromosomes observés sont les mêmes.

2 — NARCISSUS BULBOCODIUM VAR. NIVALIS (GRAELLS) DE LA SERRA DA ESTRÊLA

Nous avons vérifié au cours de nos recherches antérieures (Fernandes, 1930 et 1931 *a, b*) que la variété *nivalis* et la variété *genuinus* étaient toutes deux pourvues de 14 chromosomes, et que ceux-ci étaient morphologiquement semblables. Nos observations actuelles nous ont amenés à la même conclusion. Parmi les exemplaires étudiés nous en avons trouvé un remarquable, car il était pourvu de 15 chromo-



Figs. 3 et 4 — *Narcissus bulbocodium* var. *nivalis* de la Serra da Estrêla. Plaques équatoriales, d'une plante trisomique, montrant 15 chromosomes. A_1 A_2, B_1 B_2, C_1 C_2, les trois paires de chromosomes Lp; D_1, D_2 et D_3, chromosomes lm; l'un d'eux est le chromosome surnuméraire; E_1-E_6 chromosomes PP. Fix. chromo-acétique fort. × 2000.

somes au lieu de 14 comme cela a lieu dans la forme normale; malheureusement nous n'avons pas pu observer les caractères morphologiques de cette plante trisomique parce que nous n'avons fait son étude cytologique qu'après la disparition des feuilles et des fleurs.

Nous avons facilement reconnu le chromosome surnuméraire, puisque chaque figure comprenait trois chromosomes lm, alors que deux seulement auraient dû exister (D_1, D_2 et D_3, figs. 3 et 4).

Il s'agit donc d'une plante trisomique relativement au chromosome lm; pour le reste, sa garniture chromosomique est tout à fait semblable, comme nous venons de le dire, à celle de la variété *genuinus*. La composition chromosomique de la plante est donc représentée par la formule:

$$2x+1=6\ Lp+3\ lm+6\ PP$$

On a trouvé fréquemment des formes polysomiques chez des plantes cultivées et plus rarement chez des plantes sauvages. On

connaît des trisomiques dans quelques espèces, telles que: *Crepis capillaris, Crepis tectorum* et *Crepis Dioscoridis* (M. Navachine, 1926); *Crepis blattarioides* (Geitler, 1929); *Oenothera* (Lutz, 1917, Gates, 1921 et Hance, 1918); *Datura Stramonium* (Blakeslee et Belling, 1924); *Nicotiana alata* var. *grandiflora* (Avery, 1929); *Mathiola incana* (Philp et Huskins, 1931); et aussi chez *Drosophila melanogaster* (Bridges). L'étude des formes trisomiques a été surtout faite par Blakeslee et ses colaborateurs; ceux-ci sont parvenus à trouver, chez *Datura Stramonium,* les 12 types possibles d'individus différents de la formule $2x+1$ et à en faire l'étude morphologique comparative. La découverte des formes trisomiques a été d'une grande importance pour la génétique; les travaux des auteurs ci-dessus mentionnés et ceux de Bridges, sur les triplo-X et triplo-IV *Drosophiles,* le démontrent assez bien. *N. bulbocodium* var. *nivalis* fournit un cas de plus de l'apparition de la trisomie chez les plantes provenant de l'état spontané.

Nous avons d'abord pensé que, chez la plante examinée, les plaques équatoriales portant 15 chromosomes se présenteraient dans une disposition sectoriale, et que toutes les métaphases ne posséderaient pas ce même nombre de chromosomes. Ce fait montrerait que l'exemplaire n'était que partiellement trisomique, et que les secteurs à $2x+1$ seraient apparus par la *non-séparation* (1) du chromosome Im dans l'initiale du secteur. Le fait que toutes les métaphases, observées dans le dermatogène, dans le périblème et dans le plérome des racines du même exemplaire, étaient pourvues de 15 chromosomes prouve que l'exemplaire n'était pas partiellement trisomique, mais qu'il l'était dans sa totalité.

Le mode de formation des trisomiques est maintenant bien connu. Dans les divisions de réduction, il y a, souvent, des anomalies, dont les plus fréquentes sont la *non-disjonction* et la *non-conjonction.* La non-disjonction consiste dans le manque de segrégation de deux chromosomes homologues, qui émigrent ensemble vers le même pôle. À cause de cette irrégularité, il se forme des gamètes à $n+1$ et à $n-1$ chromosomes. La non-conjonction (Belling, 1925) consiste dans le manque d'accouplement des deux chromosomes homologues. Les deux

(1) Bruun (1932 *a*) donne le nom de *non-séparation* à une anomalie de la mitose somatique qui consiste dans ce que les deux moitiés d'un certain chromosome ne se séparent pas et émigrent ensemble vers le même pôle.

homologues restant separés, on conçoit que, pour la moitié des cas, les deux chromosomes émigrent vers le même pôle et que, pour l'autre moitié, chacun d'eux émigre vers un pôle opposé. Ainsi, le premier cas provoquera la formation de gamètes ayant un chromosome surnuméraire et d'autres ayant un chromosome de moins. Les deux phénomènes — non-disjonction et non-conjonction, — tout en étant différents, peuvent, cependant, produire les mêmes résultats, c'est-à-dire, la formation de gamètes à n + 1 chromosomes. La fusion d'un pareil gamète avec un autre normal à n produira une plante trisomique, ayant la formule 2 n + 1.

On a souvent observé le phénomène de la non-disjonction pendant les divisions de réduction des cellules mères des grains du pollen: *Oenothera* (Gates, 1908); *Crepis* (Rosenberg, 1918); *Datura* (Bergner); *Uvularia grandiflora* (Belling, 1925); *Nicotiana* (Ruttle, 1927); etc. D'ailleurs, les observations de Belling (1925) sur *Uvularia* et celles de Borgerstam (1922) sur *Syringa* montrent que ces anomalies peuvent être provoquées par l'action de facteurs externes, notamment par les variations de température.

Il est donc naturel que la forme que nous avons trouvée ait pris naissance par suite de la non-disjonction ou de la non-conjonction du chromosome lm. L'un et l'autre de ces phénomènes aurait conduit à la formation des gamètes n + lm. La fusion de l'un de ces gamètes avec un gamète normal n aurait donné une forme 2 n + lm, ayant une composition semblable à celle que nous avons observée.

Navachine (1926) dit, et très justement, que des exemplaires trisomiques peuvent apparaître dans la descendance de formes triploïdes, car des gamètes ayant des nombres de chromosomes variant de n à 2 n peuvent s'y former. Dans le cas présent, nous ne croyons pas qu'on puisse chercher dans cette explication la cause de l'apparition de la forme trisomique que nous avons découverte, et cela pour les raisons suivantes: 1) Nous n'avons pas trouvé un seul triploïde dans les plantes récoltées; 2) Parmi les exemplaires étudiés, nous n'avons trouvé qu'un seul trisomique et jamais de formes ayant plus d'un chromosome surnuméraire, ce à quoi on aurait dû s'attendre dans une descendance de triploïdes. À notre avis, l'apparition du trisomique a dû être provoquée par la non-disjonction ou la non-conjonction.

3 — NARCISSUS BULBOCODIUM DE SÃO MARTINHO DO PÔRTO (FIGS. 3, 4 ET 5, PL. I)

Tous les exemplaires provenant de la falaise de São Martinho do Pôrto sont vraiment remarquables au triple point de vue, écologique, morphologique et caryologique, ainsi qu'il ressort de ce qui suit:

L'habitat de la plante, comparativement à celui des autres formes de la même espèce, est un peu étrange et cela vient de ce qu'on la rencontre sur les pentes calcaires de São Martinho do Pôrto, du côté le plus battu par la mer. La plante est donc directement soumise à l'influence maritime, dans un milieu très différent de celui où croissent les formes des localités de l'intérieur.

Ces plantes sont très vigoureuses et très belles, et s'éloignent par quelques particularités de toutes les variétés que l'on a déjà décrites. Nous allons essayer d'en donner une idée:

Bulbe aux écailles externes de couleur foncée, de 14-15 mm. de diamètre. Feuilles incurvées, épaisses, longues (240-275 mm.), aux cannelures de la face ventrale assez acentuées. Scape cylindrique, nettement incurvé. Pédicelle de 15 mm. et spathe de 32 mm., fendue dans la partie supérieure. Périgone jaune clair, de 52 mm. de longueur. Couronne plissée, au bord faiblement crénelé, de 26 mm. de longueur et 25 mm. de diamètre sur l'ouverture. Divisions périgonales étalées ou légèrement penchées sur la couronne, plus petites que celle-ci (15-16 mm.), et assez larges (6-7 mm. à la base). Étamines et style inclus. Stigmate grand, discoïde. Fructification très bonne.

D'après cette description on voit que les exemplaires de São Martinho do Pôrto sont beaucoup plus vigoureux, sauf pour la grandeur des bulbes, que les exemplaires diploïdes de la variété *genuinus*. Ils ont des feuilles plus longues et plus épaisses et des fleurs plus grandes dans toutes leurs parties. Outre ces caractères, tout à fait quantitatifs, les exemplaires de São Martinho do Pôrto s'éloignent encore de la variété *genuinus* par des caractères qualitatifs: la courbure des feuilles et de la hampe florale, la forme du stigmate (discoïde pour ceux-ci et nettement trilobé chez *genuinus*). Pour ce qui est de la dimension du périgone et de ses parties, les exemplaires de São Martinho do Pôrto se rapprochent de la variété *citrinus* de Baker, tout en étant un peu plus grands. Ils sont aussi voisins de cette variété, parce qu'ils ont les étamines et le style inclus, mais

ils s'en éloignent par la couleur des fleurs. Ainsi, au point de vue de la dimension des fleurs, notre plante possède les plus grandes dimensions qui aient encore été signalées.

L'étude de nombreuses figures de mitose — anaphases dans les cellules d'ovules jeunes obtenues par la méthode de Heitz (fig. 5), et des métaphases dans les cellules des pointes végétatives des racines obtenues par inclusion (figs. 6, 7 et 8) — nous a montré l'exis-

5

Fig. 5 — *Narcissus bulbocodium* de São Martinho do Pôrto; moitié d'une anaphase dans une cellule d'un ovule jeune, montrant 26 chromosomes, dont deux du type LL (LL$_1$ et LL$_2$). Méthode de Heitz. × 2000.

tence de 26 chromosomes. Une forme tétraploïde normale aurait dû en avoir 28; le nombre trouvé nous a donc assez surpris. Nous avons eu bientôt l'explication de cette anomalie.

Comme nous l'avons déjà vu, les formes diploïdes de *N. bulbocodium* possèdent un idiogramme que l'on peut représenter par la formule:

$$2n = 6Lp + 2lm + 6PP$$

Une forme tétraploïde normale, provenant de la duplication d'un pareil idiogramme, aurait, nécessairement, dû présenter la garniture chromosomique suivante:

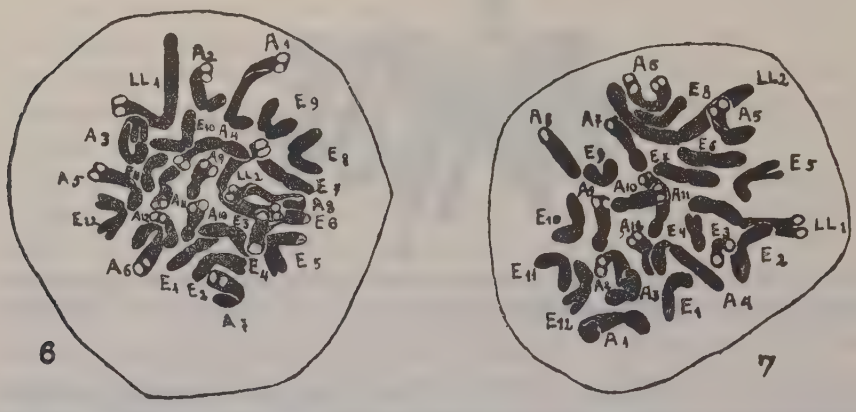
$$4n = 12Lp + 4lm + 12PP$$

Il est assez difficile d'établir une distinction entre les chromosomes lm et les chromosomes Lp, même dans les métaphases d'individus diploïdes. Cette distinction devient encore plus difficile dans les formes tétraploïdes, où, à cause du grand nombre de chromosomes, plusieurs d'entre eux se trouvent, souvent, très mal situés pour l'observation. Il n'est donc possible, pour la plupart des figures, que de

séparer les chromosomes en deux groupes: Lp et lm d'un côté, et PP de l'autre. En joignant donc les chromosomes lm aux chromosomes Lp, la garniture de la forme tétraploïde deviendra:

$$4n = 16\,Lp + 12\,PP$$

Dans un grand nombre de figures nous sommes parvenus à identifier, assez aisément, les 12 chromosomes du type PP (figs. 6, 7 et



Figs. 6 et 7 — Plaques équatoriales dans des cellules du périblème d'une pointe végétative de racine de *N. bulbocodium* de São Martinho do Pôrto. LL_1 LL_2, chromosomes LL; A_1-A_{12}, chromosomes Lp (les lm y inclus); E_1-E_{12}, chromosomes PP. Fix. Navachine (Bruun). × 2000

8, E_1-E_{12}); cependant, au lieu des 16 chromosomes Lp que l'on devait y trouver, nous n'en avons identifié que 12 (figs. 6, 7 et 8 A_1-A_{12}). Les quatre chromosomes Lp qui manquent ont été remplacés par deux chromosomes isobrachiaux LL, d'un type différent de ceux trouvés dans la forme diploïde. La paire de chromosomes LL a été très nettement observée dans les cellules des ovules jeunes (fig. 5, LL_1 et LL_2) et dans les cellules de la pointe vegetative de la racine (figs. 6, 7 et 8, LL_1 et LL_2). Nous signalons ce fait pour montrer l'accord des résultats obtenus par l'emploi de techniques différentes; en même temps nous mettons en évidence que la composition chromosomique est la même pour les pointes végétatives des racines et pour les ovules.

La seule explication possible pour les faits observés nous semble être la suivante: *Chacun des deux chromosomes LL a pris naissance par la soudure, bout à bout, de deux chromosomes homologues du type Lp.*

En effet, quatre des chromosomes homologues du type Lp sont disparus et on voit à leur place deux chromosomes isobrachiaux LL. Voilà pourquoi le nombre de chromosomes, qui aurait dû être de 28, est réduit à 26. Les exemplaires en question, qui ne sont pas tétraploïdes d'après leur nombre chromosomique, le sont en réalité d'après leur masse chromatique, puisque la garniture chromosomique diploïde s'y trouve en double. On peut se rendre compte de ce phénomène

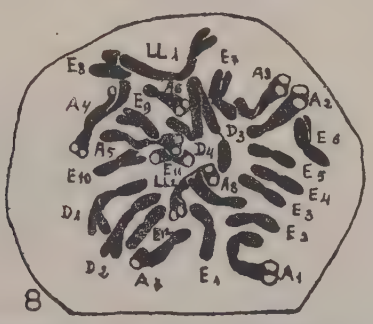


Fig. 8 — *N. bulbocodium* de São Martinho do Pôrto. Métaphase dans une cellule du périblème de la pointe végétative de la racine. LL_1 LL_2, chromosomes LL; A_1-A_8, chromosomes Lp; D_1-D_4, chromosomes lm; E_1-E_{12}, chromosomes PP. Fix. Navachine (Bruun). × 2000

en comparant l'idiogramme des tétraploïdes normaux et celui de nos exemplaires ayant 26 chromosomes:

Tetraploïdes normaux:

$$4\,L\,p + 8\,L\,p + 4\,l\,m + 12\,P\,P = 28$$

Exemplaires de S. Martinho do Pôrto:

$$2\,L\,L + 8\,L\,p + 4\,l\,m + 12\,P\,P = 26$$

La soudure a eu lieu entre les chromosomes Lp et pas entre les chromosomes lm, puisqu'après plusieurs essais nous avons pu trouver des plaques équatoriales où nous avons pu reconnaître les quatre chromosomes de ce type (D_1-D_4, fig. 8).

Les formes diploïdes de *N. bulbocodium* portent, comme nous avons vu, trois paires de chromosomes Lp; on peut les distinguer entre eux par la longueur de leurs branches courtes. Dans la forme de São Martinho do Pôrto nous avons trouvé 8 chromosomes Lp,

provenant de la duplication de deux paires de ces mêmes chromosomes, et deux chromosomes LL ; ceux-ci remplacent les deux paires du troisième chromosome Lp. Il serait intéressant de savoir dans quelles paires, la soudure a eu lieu.

La solution de ce problème n'est pas facile ; d'abord, parce que les chromosomes sont très nombreux ; et puis, parce que plusieurs d'entre eux sont trop longs, tout ceci rendant les observations extrêmement difficiles. Néanmoins, nous sommes portés à croire, d'après quelques observations, que la soudure a eu lieu entre les chromosomes Lp, chez qui la constriction se trouve plus près de l'extrémité (paire C_1 C_2 de la forme diploïde, figs. 1 et 2).

La soudure ou association de chromosomes est souvent indiquée par de nombreux chercheurs pour expliquer quelques relations chromosomiques trouvées non seulement chez des individus différents de la même espèce, mais dans des espèces différentes du même groupe taxonomique. Les preuves de l'occurrence de ce phénomène dans les conditions naturelles sont très rares ; on pourra s'en rendre compte d'après le résumé historique qui suit :

Robertson (1916), cité par Lewitsky (1931 *c*), compare la garniture chromosomique de certaines formes du genre *Syrbula* avec celle d'autres formes du genre *Chorthippus* (Orthoptera). Cette comparaison a montré que, dans un certain groupe de formes, le nombre de chromosomes est moindre que dans l'autre. Dans le premier groupe, la garniture chromosomique est constituée par des chromosomes ayant, pour la plupart, la forme d'un V, tandis que dans celui où le nombre de chromosomes est plus élevé on trouve des chromosomes céphalobrachiaux. L'auteur, qui considère les chromosomes à forme de V comme des chromosomes doubles, équivalants à deux *rod-shaped*, estime que la garniture chromosomique du groupe de formes ayant un nombre moins élevé peut provenir de l'autre groupe, en supposant que les chromosomes en V ont pris naissance au moyen de la soudure bout à bout de deux chromosomes céphalobrachiaux *(rod-shaped)*.

Marchal (1920), cité par Sharp (1926), croit que les espèces du genre *Crepis* à 3 chromosomes proviennent des espèces à 4 chromosomes par la soudure de deux d'entre eux. Cependant, les travaux de M. Navachine, postérieurement publiés (1925), contredisent ce point de vue.

De Litardière (1922), après avoir étudié le nombre de chromo-

somes de *Senecio vulgaris*, croit que les formes ayant n = 19 sont issues de formes tétraploïdes, avec un nombre de chromosomes gamétique égal à 20, au moyen de la soudure de deux chromosomes. Néanmoins, l'auteur ne donne pas la démonstration de cette explication ; et Afzelius (1925) pense que la non-disjonction ou la perte de chromosomes par suite de mitoses irrégulières fournissent une explication plus plausible de ce phénomène.

Morgan (1922), cité par Morgan, Bridges et Sturtevant (1925), a trouvé quelques femelles de *Drosophila melanogaster* avec les chromosomes X soudés bout à bout, ce qui produisait un chromosome isobrachial en V.

M. Navachine (1926), qui a fait une étude détaillée sur la variabilité chromosomique dans quelques milliers d'individus de trois espèces du genre *Crepis (C. capillaris, C. tectorum* et *C. Dioscoridis)*, n'a observé aucun cas de soudure ou association : «*Die der oben beschriebenen umgekehrte Erscheinung, d. h. eine Aggregation der Kernsubstanz in grössere Komplexe, ein Vorgang, der mit einer Verminderung der Chromozomenzahl verbunden ist, habe ich niemals beobachtet*».

Geitler (1929), cité par Lewitsky (1931 *c*), a observé la soudure d'une certaine paire de chromosomes dans quelques plaques équatoriales de *Crepis blattarioides*.

Lohammar (1931 *b*) trouve chez *Butomus umbellatus* des formes à 28 et d'autres à 40 chromosomes ; ces dernières avaient déjà été observées par M.^lle Terby. Pour expliquer l'apparition des formes à 40 chromosomes, l'auteur suggère que ce nombre a pris naissance à partir de celui d'une forme triploïde, à 42 chromosomes, au moyen de la soudure de quelques uns de ces mêmes chromosomes.

En analysant l'occurrence de la soudure de chromosomes, Bruun (1932 *a*) cite le cas de la diversité des nombres trouvés chez *Vicia Cracca* et croit que ce phénomène explique bien cette diversité. Ainsi, chez *Vicia Cracca* on trouve les nombres suivants : 2 n = 12, 14 et 28. Puisque 7 semble y être le nombre fondamental le plus probable, 28 sera donc le nombre tétraploïde ; et les formes à 12 chromosomes proviendraient de celles de 14, par l'association de 4 chromosomes en deux paires. D'ailleurs, cette interprétation est appuyée sur le fait suivant : les formes à n = 6 possèdent, dans la garniture haploïde, un chromosome qui correspond en longueur, à peu près, à deux de ceux qui appartiennent aux formes à n = 7. Le même auteur croit que, dans le genre *Primula*, les espèces de la

sous-section *Stenocalyces*, à 8 chromosomes, proviennent des *Eu-farinosae*, qui en possèdent 9, au moyen d'une soudure, d'où il résulte la formation d'une paire géante.

Comme l'on voit, bien que l'association de chromosomes bout à bout nous donne l'explication d'un certain nombre de conditions chromosomiques trouvées dans certains groupes, il faut convenir que les cas, où une pareille soudure s'est produite dans les conditions naturelles et sans la possibilité d'un doute, sont assez peu nombreux. Ainsi, on ne peut considérer comme démontrant ce phénomène que trois des cas que nous venons de citer — celui de Morgan, dans les chromosomes de *Drosophila*, celui de Geitler chez *Crepis blattarioides* et celui de Sveschnikova chez *Vicia Cracca*. Nos observations sur *N. bulbocodium* de São Martinho do Pôrto montrent, sans l'ombre d'un doute, que les chromosomes isobrachiaux peuvent, en effet, provenir de chromosomes céphalobrachiaux, au moyen de la soudure bout à bout.

Deux causes sont possibles auxquelles peut être attribuée la soudure des chromosomes :

1) Le phénomène a été produit par des causes internes, telles que des attractions entre les chromosomes homologues. Dans une forme tétraploïde, pourvue de 28 chromosomes, les deux paires de chromosomes L p auraient pu former des tétravalents dans les divisions de réduction. Il aurait donc pû arriver que, dans les anaphases, des bivalents se fussent séparés vers chaque pôle tout en continuant d'être liés entre eux par les bouts proximaux pendant les divisions subséquentes. Voilà comment les chromosomes L L, que nous avons trouvés, pourraient prendre naissance. Cependant, il y a des arguments qui ne sont pas favorables à cette hypothèse. On connait maintenant, dans le règne végétal, de nombreuses formes tétraploïdes, dont plusieurs sont autotétraploïdes. Or, de nombreux tétravalents se forment certainement dans les divisions de réduction de ces plantes, mais, malgré cela, le nombre somatique de chromosomes des descendants continue d'être le double de celui trouvé dans les formes diploïdes, sans que l'on puisse remarquer le moindre phénomène de soudure. Si la soudure était dûe au phénomène ci-dessus indiqué, elle aurait sûrement dû être signalée assez souvent dans la descendance de ces autotétraploïdes. La fusion, d'ailleurs, aurait dû se produire entre un plus grand nombre de paires de chromosomes, puisque, souvent, chez les autotétraploïdes, se forment de nombreux tétravalents.

2) La soudure des chromosomes peut avoir été provoquée par des causes externes.

L'association ou soudure des chromosomes, qu'ils soient homologues ou différents, a été souvent provoquée au moyen de conditions artificielles, en soumettant les êtres vivants à l'action des rayons X et des rayons γ du radium (Painter et Muller, 1929, chez *Drosophila;* Lewitsky et Araratian, 1931, chez *Crepis;* Goodspeed, 1929, 1931, chez *Nicotiana;* etc.). Les expériences de ces auteurs prouvent que les anomalies provoquées ne se bornent pas à apparaître chez les individus où elles se forment, mais qu'elles se mantiennent aussi dans leur descendance. Puisque ces mêmes phénomènes arrivent aussi dans les conditions naturelles (nos observations chez le narcisse de São Martinho do Pôrto le prouvent) il se peut que les radiations pénétrantes de courte longueur d'onde (rayons γ du radium, radiations cosmiques, etc.), largement répandues dans la nature, puissent agir sur le plasme germinatif des êtres vivants, en provoquant des modifications semblables à celles que l'on peut obtenir artificiellement dans les laboratoires. La soudure de chromosomes, observée chez les plantes de São Martinho do Pôrto, aurait donc pu être produite par de tels agents.

Ces phénomènes ont indubitablement une importance capitale pour la connaissance du mécanisme de l'évolution; il faut donc exploiter ce champ d'observation, ce qui nous apportera, certainement, des surprises fort agréables.

Lewitsky (1931 *e*) croit que les chromosomes isobrachiaux sont, phylogénétiquement, les plus anciens; d'après lui, ils représentent donc une condition primitive; au contraire, les chromosomes céphalobrachiaux représentent les types les plus récents. Ce point de vue trouve un appui dans le fait que les espèces, qui d'après les caractères de leur morphologie externe semblent les plus primitives et les moins spécialisées, sont sourtout pourvues de chromosomes isobrachiaux, et qu'au contraire les espèces dont les caractères de la morphologie externe sont les plus spécialisées, portent des chromosomes hétérobrachiaux et des chromosomes céphalobrachiaux. S'il est vrai que cela arrive pour la plupart des cas, il faut aussi admettre, grâce à la démonstration de l'origine secondaire de quelques chromosomes isobrachiaux, que les espèces récentes peuvent aussi être pourvues de chromosomes isobrachiaux.

4 — NARCISSUS BULBOCODIUM DE PÔRTO DE MÓS (FIGS. 6 ET 7, PL. II)

Les plantes ont été récoltées dans les monts calcaires de Pôrto de Mós, aux environs de Mira, près de la station de *N. calcicola* Mend. On ne trouve pas les deux espèces de *Narcissus* ensemble, puisque *N. calcicola* croît dans les fentes des rochers, sur les sommets, alors que *N. bulbocodium* se trouve répandu sur les pentes. Les exemplaires étudiés présentent les caractères morphologiques suivants (fig. 6, Pl. II):

Bulbe sphérique, de 18-19 mm. de diamètre, à écailles externes de couleur foncée. Feuilles étalées, étroites (1-1,5 mm.) et assez longues (31,5-42 cm.). Scape cylindrique, moins long que les feuilles (13,5-14,5 cm.). Pédicelle de 12 mm. environ, et spathe de 33 mm. Périgone jaune, de 47 mm. de longueur (exclusion faite de l'ovaire) et 20 mm. de diamètre à l'ouverture. Divisions du périgone patentes (17 mm. de long et 4 mm. de largeur à la base). Étamines et style inclus. Fructifie très bien.

Par leurs feuilles étalées, longues et étroites, et par la couronne légèrement contractée au sommet, ces exemplaires se rapprochent de la variété *obesus* (Salisb.). Ils diffèrent des exemplaires de São Martinho do Pôrto en ce qu'ils ont les feuilles beaucoup plus longues et étalées, la hampe florale plus mince et plus longue et la couronne légèrement contractée au sommet. En ce qui concerne les dimensions du périgone et de ses parties, les exemplaires de Pôrto de Mós sont assez voisins de ceux de São Martinho do Pôrto, bien que chez ces derniers, ces mêmes dimensions soient supérieures. Ils possèdent aussi des divisions périgonales patentes, et la même position des étamines et du style.

Caryologiquement, cette forme se comporte en tout comme les exemplaires de São Martinho do Pôrto. Ainsi, elle possède 26 chromosomes, dont deux du type L L, provenant, chacun d'eux, de la soudure de deux chromosomes homologues L p. Dans les anaphases, en cellules d'ovules jeunes (fig. 9), nous avons identifié deux chromosomes L L (L L_1, L L_2), 12 L p (y compris les quatre l m, que nous n'avons pas pu distinguer des chromosomes L p) et 12 P P.

Il en est de même dans les métaphases des mêmes tissus. Dans les pointes végétatives des racines nous avons trouvé le même nombre

et les mêmes types de chromosomes : 2 L L (L L_1, L L_2), 12 L p (A_1 — A_{12}) et 12 P P (E_1 — E_{12}), figs. 10 et 11. Les chromosomes L L

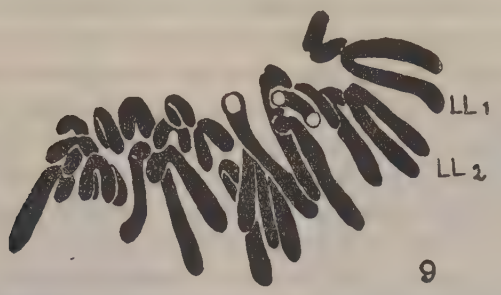
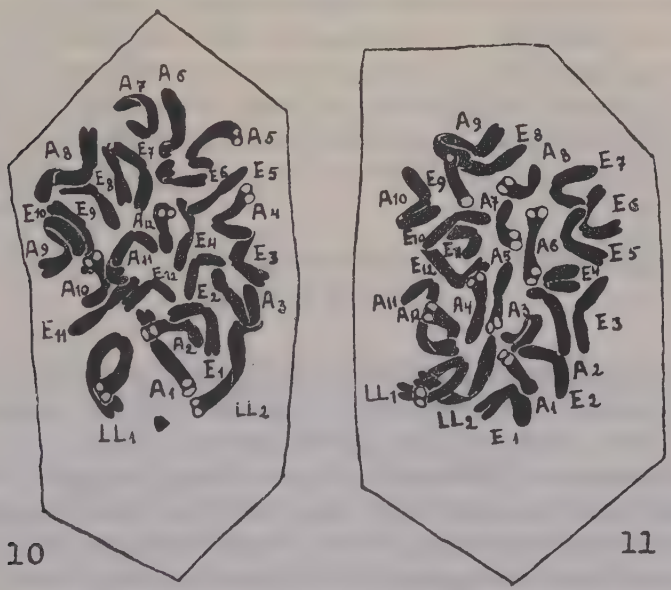


Fig. 9 — *Narcissus bulbocodium* de Pôrto de Mós. Moitié d'une anaphase, dans une cellule d'un ovule jeune, montrant 26 chromosomes, dont deux, LL_1 et LL_2, provienent de la soudure, bout à bout, de deux chromosomes Lp. Méthode de Heitz. × 2000

apparaissent donc, dans toutes les cellules des exemplaires et ne sont pas caractéristiques de certains tissus. Dans certains cas, on



Figs. 10 et 11 — *Narcissus bulbocodium* de Pôrto de Mós. Plaques équatoriales dans la pointe végétative d'une racine. LL_1 LL_2, la paire de chromosomes LL; A_1 — A_{12}, chromosomes Lp (y compris 4 lm); E_1 — E_{12}, chromosomes PP. Fix. Navachine (Bruun). × 2000

distingue très bien leur constriction primaire et il faut croire qu'elle correspond au point où la soudure a eu lieu.

Dans plusieurs exemplaires étudiés, qu'ils soient originaires de São Martinho do Pôrto ou de Pôrto de Mós, nous avons toujours trouvé 26 chromosomes et jamais 28. La soudure de ces paires de chromosomes L p aura-elle lieu dans toutes les formes tétraploïdes de *N. bulbocodium* ou rien que chez les exemplaires de ces populations-là ? Pour y répondre, il faudra examiner bien d'autres plantes provenant de ces mêmes localités et d'ailleurs. Il faut, en tout cas, remarquer que dans les formes pentaploïdes et dans les formes hexaploïdes que nous avons eu l'occasion d'étudier, nous n'avons jamais observé l'existence d'une pareille soudure.

Puisque les exemplaires de São Martinho do Pôrto et ceux de Pôrto de Mós ont la même garniture chromosomique, il est curieux de remarquer les différences morphologiques qu'ils présentent, ce dont on pourra se rendre facilement compte en comparant la fig. 4, Pl. I avec la fig. 6, Pl. II. Nous croyons pouvoir trouver l'explication de ce fait dans ce qui suit : — D'après nos observations, on sait que l'on trouve des races distinctes parmi les individus diploïdes de *N. bulbocodium* (p. e. *N. bulbocodium* var. *genuinus* et *N. bulbocodium* var. *nivalis*). Or, les exemplaires de São Martinho do Pôrto et ceux de Pôrto de Mós, auraient pu avoir pris naissance à partir de deux races distinctes, ce qui aurait expliqué l'apparition de formes chromosomiquement semblables et morphologiquement différentes.

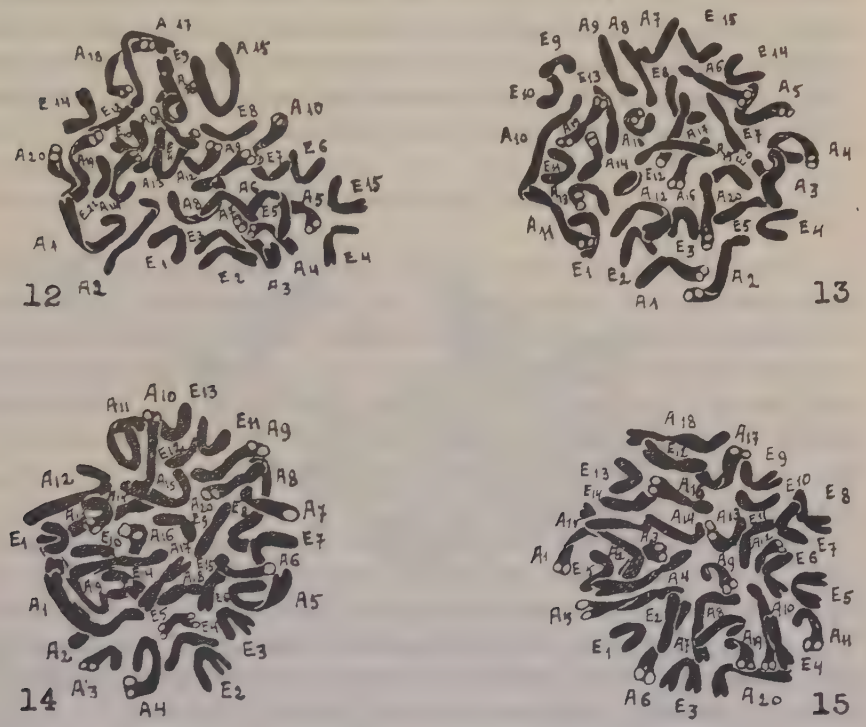
5 — NARCISSUS BULBOCODIUM DU PINHAL DE LEIRIA (FIGS. 8 ET 9, PL. II)

Les exemplaires recoltés dans cette localité croissent sur le terrain sablonneux des dunes, fixé et consolidé par les bois de pins. Les bulbes se trouvent à une profondeur assez grande et les feuilles sont très longues. Voilà leurs caractères morphologiques :

Bulbe sphérique, plus gros que celui des autres formes, aux écailles externes de couleur foncée. Feuilles 7-8 pour chaque hampe florale, étalées, très longues (45-56 cm.) et étroites (1,5 mm.). Scape cylindrique, lisse. Pédicelle de 10 mm. de longueur. Périgone jaune, de 38 mm. de longueur. Couronne non plissée, de 17 mm. de longueur et 20 mm. de diamètre à l'ouverture. Divisions périgonales patentes bien plus petites que la couronne (13 mm.), étroites (3 mm. dans la base), un peu roulées. Étamines incluses s'arrêtant à peu

près vers le milieu de la couronne. Style arrivant à l'ouverture de la couronne.

D'après cette description, on peut aisément voir que les exemplaires correspondent à la variété *obesus* de Salisbury. Les exem-



Figs. 12, 13, 14 et 15 — *Narcissus bulbocodium* du Pinhal de Leiria. Forme pentaploïde. Plaques équatoriales où l'on peut compter 35 chromosomes. A_1—A_{20}, chromosomes Lp (5 lm y compris); E_1 — E_{15}, chromosomes PP. Fix Navachine (Bruun). × 2000

plaires du Pinhal de Leiria sont plus vigoureux, relativement aux autres formes étudiées, pour ce qui est du diamètre du bulbe, du nombre de feuilles pour chaque hampe florale, de la longueur des feuilles et de la hauteur du scape. Pour ce qui est des dimensions du périgone et de ses parties, elles sont inférieures à celles du narcisse de Pôrto de Mós, et plus encore à celles du narcisse de São Martinho do Pôrto, ce dont on peut se rendre compte en comparant les nombres qui expriment les différentes dimensions pour chacun des exemplaires.

Les métaphases et les anaphases dans des cellules d'ovules jeunes obtenues par la technique de Heitz, nous ont permis de compter, avec certitude, 35 chromosomes. On a trouvé le même nombre dans de nombreuses plaques équatoriales de pointes végétatives de la racine (figs. 12, 13, 14 et 15). Il s'agit donc d'une forme pentaploïde, puisque son nombre somatique de chromosomes est égal à 5 fois le nombre fondamental de l'espèce. L'exemplaire aurait dû posséder, d'accord avec la garniture chromosomique haploïde n = 3 L p + 1 lm + 3 P P, la constitution chromosomique suivante :

$$5\,n = 15\,L\,p + 5\,l\,m + 15\,P\,P.$$

C'eût été une tâche trop difficile que de distinguer, sur les plaques équatoriales, les chromosomes l m des chromosomes L p, puisque le nombre de chromosomes était très élevé, et qu'il y avait 20 chromosomes très longs ; voilà pourquoi nous n'avons fait qu'un seul type pour les chromosomes l m et les chromosomes L p ; cela nous a permis de vérifier facilement l'existence de 20 chromosomes L p ($A_1 - A_{20}$, figs. 12, 13, 14 et 15) et de 15 chromosomes P P ($E_1 - E_{15}$, figs. 12, 13, 14 et 15).

Nous avons examiné de très bonnes plaques équatoriales, mais nous n'avons jamais pu trouver le moindre signe de la fusion de chromosomes L p et, conséquemment, de l'apparition de chromosomes L L. Dans cette forme les chromosomes se présentent plus longs et plus minces que dans les autres formes que nous avons étudiées. On peut, peut-être, attribuer ce fait à l'action du fixateur.

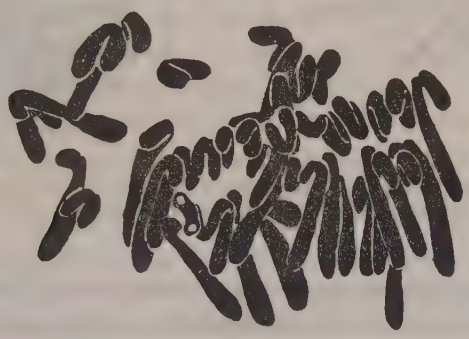
6 — NARCISSUS BULBOCODIUM DE PÓVOA DE LANHOSO (FIGS. 10 et 11, PL. III)

Nous n'avons étudié qu'un seul exemplaire de cette localité, notre attention ayant été attirée par ses menues dimensions (voir fig. 6, Pl. II, à côté de l'exemplaire de Pôrto de Mós). Il correspond à peu près à la description suivante :

Bulbe sphérique, de 11 mm. de diamètre. Feuilles 3 pour chaque scape, nettement étalées, courtes (12 cm.) et étroites (1 mm. dans la base). Scape cylindrique, 6 cm. haut. Pédicelle de 16 mm. Spathe de 22 mm. Périgone jaune, court (23 mm.). Tube de 14 mm. Divisions périgonales linéaires-acuminées (8 mm. de long et 0,5 de lar-

geur à la base). Couronne au bord plissé, de 9 mm. de longueur et 9 mm. de diamètre à l'ouverture. Étamines longues, arrivant à l'ouverture de la couronne. Style longuement exsert. Stigmate nettement trilobé. Fructifie très bien.

D'après ce que nous venons de dire, on voit qu'il s'agit d'un exemplaire à petites dimensions, assez inférieures même à celles des exemplaires de la variété *genuinus*. Cela nous a fait soupçonner qu'il s'agissait d'un exemplaire à 14 chromosomes. Cependant, l'étude que nous en avons faite, nous a révélé qu'il s'agissait d'une forme hexaploïde, c'est à dire d'une forme pourvue de 42 chromosomes (figs. 16, 17 et 18). Parmi ces 42 chromosomes, on en dis-



16

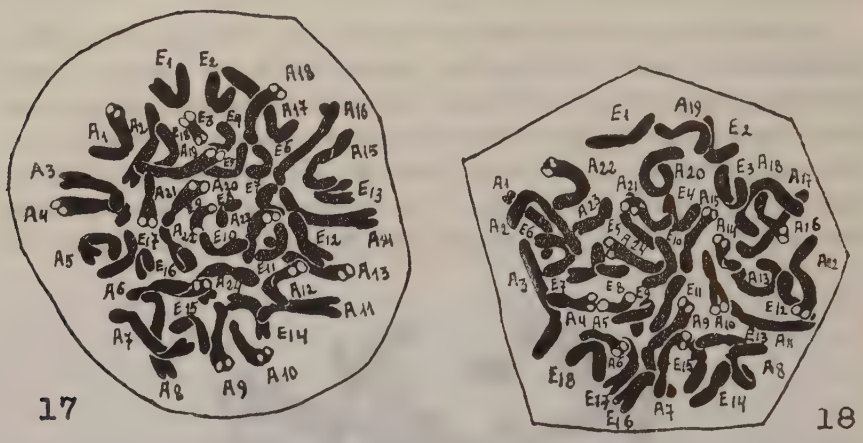
Fig. 16 — *Narcissus bulbocodium* de Póvoa de Lanhoso. Moitié d'une anaphase dans une cellule d'un ovule jeune. On y voit 42 chromosomes. Méthode de Heitz. × 2000

tingue 24 plus longs, appartenant aux types L p et l m ($A_1 - A_{24}$, figs. 17 et 18), et 18 courts, appartenant au type P P ($E_1 - E_{18}$, figs. 17 et 18). Nous avons examiné de très bonnes plaques équatoriales sans parvenir cependant à mettre en évidence l'existence de satellites.

L'exemplaire de Póvoa de Lanhoso est celui qui nous a offert le degré le plus élevé de polyploïdie ; nous ignorons, cependant, si l'on trouve, dans les conditions naturelles, des formes ayant un degré de polyploïdie plus élevé.

Heitz (1926) a examiné une forme hexaploïde avant que des formes diploïdes aient été observées. C'est pourquoi de Mol (1932) considère 42 comme le nombre naturel de chromosomes de *Narcissus bulbocodium: «Die natürliche chromosomenzahl von* Narcissus *oder* Corbu-

laria bulbocodium *ist dreimal so hoch als die übrigen Narzissen. Sie beiträgt 42*» (de Mol, 1932, pg. 64). Les observations de Nagao



Figs. 17 et 18 — *Narcissus bulbocodium* de Póvoa de Lanhcso. Plaques équatoriales dans la pointe végétative d'une racine. A_1 — A_{24}, chromosomes Lp (6 chromosomes 1m y compris); E_1 — E_{18}, chromosomes PP. Fix. Navachine (Bruun). × 2000.

(1929) et celles que nous avons faites nous-mêmes (1930 et 1931 *a*, *b*) montrent que le nombre fondamental de l'espèce est 7. Les formes ayant 42 chromosomes sont donc hexaploïdes.

La forme de Póvoa de Lanhoso est remarquable par ses petites dimensions. Heitz (1926) a observé aussi le même contraste entre le nombre élevé de chromosomes et la grandeur de l'individu dans la forme hexaploïde qu'il a examinée. Il est étonnant que les deux formes, trouvées dans des localités différentes, se comportent de la même façon en ce qui concerne leur grandeur. Toutes les formes hexaploïdes de *N. bulbocodium* se comportent-elles ainsi? Nous essayerons d'éclaircir ce point dans des recherches futures.

Polyploïdie et grandeur des individus

Dans l'espèce polymorphe *Narcissus bulbocodium* L. nous avons rencontré, à l'état spontané, des populations aux formes diploïdes (environs de Coimbra), tétraploïdes (São Martinho do Pôrto et Pôrto de Mós), pentaploïdes (Pinhal de Leiria) et un individu hexaploïde (Póvoa de Lanhoso). Il est surprenant que jusqu'à présent nous n'ayions

pas encore trouvé de formes triploïdes, qui, très probablement, existent aussi à l'état sauvage.

Dans les nombreux cas de polyploïdie, connus dans le règne végétal, on a remarqué que, généralement, les dimensions des individus augmentent avec le nombre de chromosomes. Ainsi, les recherches caryologiques ont montré que de nombreuses formes, appelées formes *gigas*, ne sont dans la réalité que des formes polyploïdes, et plus frèquemment encore, des formes tétraploïdes. Ces formes sont plus vigoureuses que les formes normales diploïdes dont elles en diffèrent, non seulement par la grandeur générale, mais aussi par les dimensions de toutes ou de presque toutes leurs parties. Pour ce qui est de *N. bulbocodium* nous avons vérifié que les formes tétraploïdes sont, dans leur aspect général, beaucoup plus vigoreuses que les formes diploïdes, et que les pentaploïdes sont encore plus vigoreuses que les tétraploïdes (figs. 1, 3, 6 et 8, Pl. I et II). Par contre, la forme hexaploïde présente des dimensions insignifiantes, inférieures à celles des exemplaires diploïdes. L'augmentation de la grandeur générale et progressive, allant des individus diploïdes aux pentaploïdes, n'est pas accompagnée d'une augmentation progressive analogue de chacune de leurs parties. Ce fait ressort, d'une façon frappante, de l'étude du tableau II, où l'on mentionne, pour chaque forme étudiée, les dimensions des organes et de leurs parties les plus importantes.

TABLEAU II

Dimensions, en millimètres, des organes et de leurs parties dans les formes diploïdes, tétraploïdes, pentaploïdes et hexaploïdes de «N. bulbocodium»

Localités	Diamètre du bulbe	Longueur des feuilles	Longueur du périgone	Diamètre de la couronne dans l'ouverture	Longueur des divisions périgonéales	Largeur des divisions périgonéales à la base	Nombre de chromosomes
Environs de Coimbra	15-17	80-175	30	—	10	1	14
São Martinho do Pôrto	14-15	240-275	52,4	25,4	15,6	6,4	26
Pôrto de Mós	18-19	315-420	47	20	17	4	26
Pinhal de Leiria	25	440-570	38	20	13	3	35
Póvoa de Lanhoso	11	120	23	9	8	0,5	42

L'analyse du tableau ci-dessus permet les constatations suivantes:

1. — En ce qui concerne le diamètre des bulbes, la forme tétraploïde de São Martinho do Pôrto est inférieure à la forme diploïde; celle de Pôrto de Mós lui est légèrement supérieure. La forme pentaploïde est la plus grande et elle s'éloigne assez des autres.

2. — La longueur des feuilles augmente progressivement des individus diploïdes aux individus pentaploïdes; ceux-ci présentent des feuilles excessivement longues. Les deux formes tétraploïdes diffèrent considérablement sur ce caractère, puisque les feuilles des individus de Pôrto de Mós sont beaucoup plus longues que celles des individus de São Martinho do Pôrto.

3. — C'est la forme de São Martinho do Pôrto qui présente les plus grandes dimensions au point de vue de la longueur du périgone. L'autre forme tétraploïde est inférieure à celle-ci. La forme pentaploïde est plus petite encore, intermédiaire entre la forme diploïde et la tétraploïde de Pôrto de Mós.

4. — C'est également chez les exemplaires de São Martinho do Pôrto que l'on trouve le plus grand diamètre de la couronne à l'ouverture. Pour ce caractère, la forme tétraploïde de Pôrto de Mós est pareille à la forme pentaploïde.

5. — Les divisions périgonéales les plus longues sont celles des individus de Pôrto de Mós, puis viennent celles des individus de São Martinho do Pôrto. La forme pentaploïde est plus petite que les formes tétraploïdes.

6. — Les divisions périgonéales les plus larges sont celles des individus de São Martinho do Pôrto; celles des individus de Pôrto de Mós viennent après. Ce caractère est également plus petit dans la forme pentaploïde que dans les formes tétraploïdes.

7. — Les dimensions de toutes les parties de l'exemplaire hexaploïde sont inférieures à celles de la forme diploïde.

8. — Les deux formes tétraploïdes diffèrent aux points de vue de la grandeur des bulbes, de la longueur des feuilles et du périgone, de la dimension du diamètre de la couronne à l'ouverture et de la longueur des divisions périgonéales. Dans quelques cas les avantages sont du côté des exemplaires de São Martinho do Pôrto, tandis que dans d'autres ils se trouvent du côté de ceux de Pôrto de Mós.

Les relations existant entre la polyploïdie et la grandeur générale des individus et de leurs parties nous paraissent, donc, assez

compliquées, et il faut bien admettre qu'on ne peut y trouver aucun rapport régulier.

Dans une série polyploïde l'acroissement du nombre de chromosomes est en rapport, comme plusieurs auteurs l'ont déjà vérifié, avec l'acroissement du volume cellulaire. Nous nous sommes bien rendus compte de cette augmentation en comparant les grains de pollen de la forme diploïde avec ceux des formes tétraploïdes. Le pollen des individus diploïdes des environs de Coimbra est, en partie, mal conformé ; il présente environ 15 % de grains imparfaits, très probablement incapables de germer (fig. 12, Pl. III). Le pollen des individus de São Martinho do Pôrto est parfait, ce qui est d'accord avec leur fertilité, et, très probablement aussi, avec la régularité qui doit présider aux divisions réductrices. Par contre, le pollen des individus de Pôrto de Mós (fig. 14, Pl. III) renferme de 20 à 25 % environ de grains imparfaits.

La détermination du volume des grains de pollen chez les narcisses est assez difficile à faire puisqu'ils n'ont pas une forme géométrique régulière. Ils ont cependant un contour à peu près elliptique et, en gros, nous pourrons les considérer comme des ellipsoïdes de révolution, ayant les deux petits axes égaux. Nous pourrons donc calculer leur volume, du moment que nous connaîtrons la valeur de leurs deux axes. Pour déterminer ces dimensions, nous avons projeté, pour chacun des cas étudiés, le contour de 100 grains de pollen normaux avec le même grossisement au moyen de l'oculaire à dessiner de Leitz ; sur les dessins obtenus, nous avons déterminé la valeur des deux axes : le grand et le petit. Une fois ces mesures faites, pour chaque grain, nous avons déterminé leurs valeurs moyennes. Il était alors facile de déterminer le volume par l'application de la formule qui donne le volume d'un ellipsoïde aux petits axes égaux : $V = \frac{4}{3}\pi\ a\ b^2$, où a et b réprésentent, respectivement, les valeurs des demi-axes grand et petit. Les résultats obtenus, avec les individus des environs de Coimbra, de São Martinho do Pôrto et de Pôrto de Mós, se trouvent dans le tableau III.

TABLEAU III

Volumes, en μ^3, des grains de pollen des formes diploïdes et tétraploïdes de «Narcissus bulbocodium»

Localités	Grand axe (en μ)	Petit axe (en μ)	Volume en μ^3	Différence de volume relativement à la forme diploïde	Différence de volume entre les tétraploïdes
Environs de Coimbra (2 n = 14)	58,18	36	39459	0	—
São Martinho do Pôrto (2n = 26)	64,25	39,38	52142	12683 μ^3	—
Pôrto de Mós (2n = 26)	69,88	40,14	58922	19463 μ^3	6780 μ^3

D'après ce tableau, il devient évident que les grains de pollen des formes tétraploïdes sont plus gros que ceux des formes diploïdes, ce que l'on peut vérifier aussi en comparant les figs. 12, 13 et 14, Pl. III et, mieux encore, en observant la fig. 19, où l'on voit les contours de quelques grains de pollen de plantes des environs de Coimbra, de São Martinho do Pôrto et de Pôrto de Mós.

Les deux formes tétraploïdes ont une différence considérable de volume; celle-ci doit avoir une signification statistique. En effet, les grains du pollen des individus de Pôrto de Mós sont bien plus longs que ceux de São Martinho do Pôrto. L'explication de ce fait doit, probablement, se trouver dans ce que parmi les individus diploïdes de *N. bulbocodium* il doit se trouver des races différentes qui ont, à leur tour, des volumes cellulaires différents, quoique ces volumes soient constants dans les individus de la même race. Or, comme les caractères de la morphologie externe l'indiquent, les deux formes tétraploïdes ont dû prendre naissance en partant de deux races différentes. Ainsi, les deux formes, ayant le même degré de polyploïdie, pourraient présenter des volumes cellulaires différents. Le tableau III montre clairement que le volume des grains de pollen des formes tétraploïdes est bien supérieur à celui des formes diploïdes.

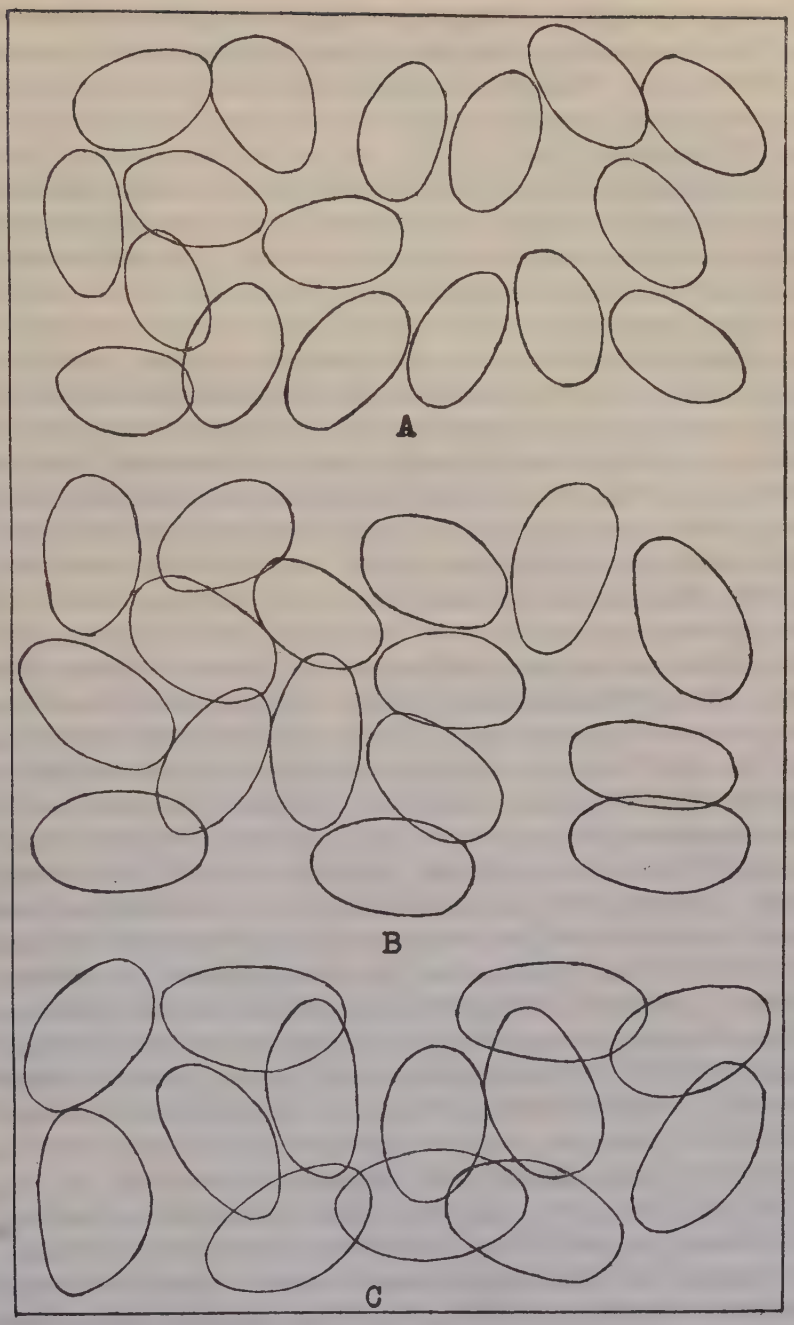


Fig. 19—Contours des grains de pollen; A — forme diploïde des environs de Coimbra; B —forme tétraploïde de São Martinho do Pôrto; C—forme tétraploïde de Pôrto de Mós. ×320.

Il n'est pas possible de comparer les grains de pollen des formes tétraploïdes à ceux des formes pentaploïdes puisque, chez ces derniers, les divisions de réduction doivent être irrégulières, ce qui produit, au point de vue du volume, plusieurs catégories de grains de pollen (fig. 15, Pl. III).

La comparaison de cellules homologues de pointes végétatives de racine, dans les diverses formes polyploïdes, nous permet de vérifier que le volume de ces cellules augmente progressivement des diploïdes aux hexaploïdes (figs. 2, 5, 7, 9 et 11, Pls. I, II et III). Une fois cet acroissement de volume vérifié, la grandeur de chaque organe aurait, nécessairement, dû augmenter selon une certaine progression si le nombre de cellules de chaque organe avait été le même dans toutes les formes polyploïdes. Mais, comme le remarque F. v. Wettstein (1926), «*ist die Zellkonstanz meist nicht realisiert. Wir finden Formen, wo gerade als Folge der Polyploidie die Zellenzahl eines Organes zunimmt, andere wo diese abnimmt und nur selten solche, wo sie gleich bleibt*». Ainsi, continue l'auteur, «*die Grössenzunahme der Polyploiden ist also stets ein Kompromiss zwischen Zellgrössen-und Zellzahlveränderung, die zu einer sehr starken Vergrösserung, aber auch in allen Übergängen bis zur Verkleinerung der bivalenten Rassen führen kann. Die Verringerung der Zellenzahl macht sich dann besonders geltend, wenn die Zellgrössen bei triploiden oder tetraploiden Formen stark austeigt. Das Wesen dieser Korrelation ist uns noch unverständlich. Es mag dies vielleicht mit dem stärkeren Verbrauch der Nährstoffe pro Zelle zusammenhängen oder mit Interferenzen zwischen Teilungsrate und Gesamtausbildungszeit eines Organes. Morphologisch folgt daraus nur ein starkes Absinken der Organgrösse gerade bei hochvalenten Rassen*». Notre matériel fournit un bel exemple de la diminution du nombre de cellules comme conséquence de la polyploïdie. Les formes diploïdes, trisomiques, tétraploïdes, pentaploïdes et hexaploïdes possèdent des pointes végétatives de racines que l'on ne peut pas distinguer les unes des autres, car elles ont toutes, à peu près, la même grandeur. Leurs sections transversales, faites à la même distance de l'extrémité à peu près, montrent que les pointes végétatives ont, à peu près, le même diamètre dans toutes les formes (figs. 16, 17, 18, 19, 20, 21, Pl. IV). Or, comme le volume des cellules augmente progressivement, on vérifie que le nombre des cellules qui constituent ces organes diminue progressivement aussi. Donc, ce fait montre que, dans une série polyploïde, un organe déterminé peut présenter

une grandeur à peu près constante et que cette constance est accompagnée d'une diminution progressive du nombre des cellules qui le constituent.

Le tableau II montre que tous les organes des formes polyploïdes ne se comportent pas comme les pointes végétatives des racines. D'après tout ce que nous venons d'exposer, nous pouvons penser, d'accord avec Wettstein, que, dans chaque forme et dans chaque organe, la corrélation entre les variations du nombre de cellules et les variations de leur volume sont assez variables. Ainsi, en prenant comme base les dimensions de la forme diploïde, nous aurons :

1) Pour ce qui est des bulbes, nous pourrons admettre que le nombre de cellules qui les constituent diminue beaucoup dans la forme de São Martinho do Pôrto, moins chez les individus de Pôrto de Mós et peut-être se maintient-il à peu près constant dans la forme pentaploïde du Pinhal de Leiria.

2) Nous serions portés à croire que le nombre de cellules des feuilles se maintient à peu près constant dans toutes les formes, puisque la longueur des feuilles augmente progressivement des formes diploïdes aux formes pentaploïdes. Les deux formes tétraploïdes diffèrent sur ce caractère. Néanmoins, comme nous l'avons déjà vu, ces deux formes ont des cellules de grandeurs différentes (des grains de pollen) ; elles sont plus grandes dans la forme qui présente les feuilles les plus longues (Pôrto de Mós).

3) Pour ce qui est de la grandeur du périgone nous pourrons admettre que le nombre de cellules se maintient à peu près constant dans la forme de São Martinho do Pôrto, le périgone y devenant donc beaucoup plus grand. Il faut admettre aussi que, dans la forme de Pôrto de Mós, le nombre de celleles diminue et plus encore dans la forme du Pinhal de Leiria.

4) La forme hexaploïde de Póvoa de Lanhoso est assez menue de dimensions et, dans toutes ses parties, elle est bien plus petite que les individus diploïdes ; ainsi, le nombre de cellules constitutives de la plante doit être extrêmement petit, relativement à cellui de la forme diploïde.

Heitz (1926) a trouvé aussi un exemplaire hexaploïde ; il ressemble au nôtre par ses petites dimensions. Nous croyons que, pour le cas de *N. bulbocodium*, il n'existe pas de relation régulière entre la polyploïdie et la grandeur des individus ou de leurs parties. Nous tirons cette conclusion de ce qu'il existe une grande variabilité de

grandeur pour les organes et pour leurs parties dans les diverses formes polyploïdes (ainsi, nous rencontrons des organes ayant les mêmes dimensions dans toutes les formes polyploïdes ; des organes plus grands chez les diploïdes que chez les tétraploïdes ; des organes plus grands chez les tétraploïdes que chez les diploïdes ; des organes plus grands chez les tétraploïdes que chez les pentaploïdes ; des organes plus grands chez les pentaploïdes ; etc.). Il ne faut cependant pas oublier que notre matériel n'est pas constitué de formes polyploïdes d'une même lignée pure, mais de formes polyploïdes de races différentes ; ces formes diffèrent donc dans leur composition génétique, non seulement quantitativement, mais aussi qualitativement.

La génétique des dimensions générales des individus aussi bien que celle de leurs organes a été peu étudiée encore et d'ailleurs elle se présente comme un problème assez complexe. Cependant on sait, par quelques travaux déjà publiés, que les dimensions dépendent de l'action de certains gènes. Les recherches de Mendel sur les pois montrent déjà que, chez ces plantes, il y a des races géantes et d'autres naines, dont les caractères différentiels sont déterminés, dans chacune, par une seule paire de gènes. Les expériences de Leake (citées par Babcock et Clausen, 1918) sur les feuilles des cotonniers, celles de East (citées par les mêmes auteurs) sur *Nicotiana longiflora,* montrent que, pour ces cas aussi, l'hérédité de la grandeur se trouve dans la dépendance de gènes. Or, les corrélations entre les variations du nombre de cellules et les variations de leur volume, dont Wettstein nous parle, auraient pu être conditionnées par l'ensemble de gènes existant chez les polyploïdes, ce qui aurait expliqué les relations trouvés chez *N. bulbocodium.* Ainsi, dans les formes polyploïdes de *N. bulbocodium,* qui ont pris naissance à partir de races différentes, doivent être en présence, pour les dimensions de chaque organe ou de chaque partie, soit des gènes semblables dont les effets s'ajouteront, en augmentant ou en diminuant les dimensions d'un certain organe, soit des gènes différents (p. ex. des gènes qui produisent des dimensions normales et des gènes qui en produisent d'inférieures aux normales) dont les effets sont contraires. Pour ce dernier cas, la dimension en question dependra des relations quantitatives entre les deux sortes de gènes dont nous venons de parler. En tenant compte de toutes les combinaisons possibles et des relations existant entre les gènes, on comprend bien la diversité des formes polyploïdes que l'on peut obtenir à partir de

quelques races diploïdes dont la constitution génétique est différente. Ainsi, on comprend que les deux formes tétraploïdes diffèrent entre elles dans la longueur des feuilles et du périgone, dans la longueur et la largeur des divisions périgonéales, etc. On comprend aussi que la forme pentaploïde ait des feuilles beaucoup plus longues que les formes tétraploïdes, mais que, par contre, elle présente un périgone plus petit et des divisions périgonéales plus petites aussi, etc.

Pour ce qui est de la forme de Póvoa de Lanhoso on pourrait, peut-être, expliquer ses petites dimensions en supposant qu'elle était une forme hexaploïde d'une race homozygotique pour les gènes du nanisme. L'action de six gènes serait beaucoup plus intense que celle de deux gènes, et dans ce cas la réduction de grandeur pourrait prendre de telles proportions que la forme hexaploïde devint, dans son ensemble, inférieure aux formes diploïdes, mêmes aux naines. Pour nous assurer de la realité de cette explication, il faudrait d'abord vérifier l'existence de formes naines et de formes géantes dans les populations diploïdes, puis examiner plusieurs exemplaires hexaploïdes, provenant de localités différentes, en étudiant leur comportement en ce qui concerne la taille. Si parmi ces hexaploïdes on trouvait des formes géantes, l'explication émise serait plausible ; si, au contraire, tous les exemplaires se comportaient comme ceux de Póvoa de Lanhoso, il faudrait trouver une autre explication pour ce phénomène. Il faut remarquer que l'exemplaire trouvé par Heitz est pareil à celui que nous avons étudié, ce qui tend à prouver que, peut-être, la réduction de grandeur sera commune à toutes les formes hexaploïdes de *N. bulbocodium*. Dans ce cas, l'explication de la diminution de grandeur pourra être celle que Wettstein donne pour les formes de haute valence, et que nous avons déjà exposée.

L'origine des formes polyploïdes de «N. bulbocodium»

Plusieurs chercheurs ont obtenu, par voie expérimentale, des formes polyploïdes dans plusieurs groupes de plantes. F. v. Wettstein (1926) a recemment publié une remarquable mise-au-point sur l'hétéroploïdie ; il expose aussi les procédés employés pour obtenir des formes polyploïdes. Jorgensen (1928) discute également ce problème et surtout les facteurs qui, dans les conditions naturelles,

sont responsables de l'apparition de ces formes. Les polyploïdes peuvent avoir des origines différentes :

1) Les tétraploïdes peuvent tirer leur origine de la duplication du nombre de chromosomes dans les cellules des tissus somatiques d'individus diploïdes. Cette duplication peut se produire par les processus suivants :

a) Le mécanisme des divisions cellulaires des tissus somatiques a une grande sensibilité ; ces divisions peuvent être facilement troublées par l'action de plusieurs agents. Ainsi, des variations de température, des substances chimiques diverses, etc. peuvent agir sur elles. L'action de ces agents peut provoquer l'avortement d'une caryocinèse, après la métaphase, en empêchant l'émigration des moitiés des chromosomes vers les pôles. Un noyau qui possède le double des chromosomes des noyaux diploïdes sera donc reconstitué.

b) Anomalies mitotiques telles que celles qui ont été observées par Stomps (1910) et de Litardière (1923) dans des pointes végétatives de racines de *Spinacea oleracea*. Dans quelques cellules du méristème radiculaire de cette plante les chromosomes se clivent longitudinalement pendant la prophase ; les moitiés subissent un nouveau clivage et ainsi se forment des métaphases, ayant un nombre chromosomique double. Dans les anaphases, les moitiés provenant du deuxième clivage émigrent vers les pôles, et ainsi naissent des noyaux-fils, ayant un nombre chromosomique double.

c) Non-formation de paroi cellulaire entre les noyaux-fils.

Si la cytocinèse n'a pas lieu, il se forme des cellules à deux noyaux ; ces noyaux peuvent entrer en division en même temps et les deux groupes de chromosomes se partager simultanément, ce qui provoquera la réunion des deux groupes de chromosomes dans le même fuseau, d'où l'apparition de noyaux à 4x chromosomes. Jorgensen propose, pour ce procédé de formation de cellules tétraploïdes dans les tissus diploïdes, le terme *endo-duplication*. Dans le cas où l'un des phénomènes indiqués aura lieu dans une cellule initiale méristématique, des secteurs, ou même des organes, tétraploïdes pourront se former au moyen de divisions successives de cette même cellule. Si ces organes produisent des graines, ce qui arrive chez les plantes supérieures, celles-ci, en se développant, fourniront des individus à 4x chromosomes.

Il semble que la duplication somatique soit un phénomène assez fréquent dans le règne végétal puisqu'on a souvent vérifié l'existence

de cellules à deux noyaux dans les tissus de racines et de tiges (Prankerd, 1915 ; Beer et Arber, 1919, 1920 ; de Litardière, 1923 ; Breslawetz, 1926, etc.) et l'apparition de secteurs tétraploïdes (Lesley, à *Solanum Lycopersicum* et chez un hybride de deux espèces de *Crepis ;* Navachine, à *Crepis Dioscoridis ;* de Litardière, à *Spinacea oleracea ;* Langlet, à *Thalictrum aquilegifolium* et *Th. rariflorum ;* Breslawetz, à *Cannabis sativa ;* Weber, à *Nicotiana silvestris ;* et Bruun, dans les racines de *Primula mollis, P. denticulata, P. sphaerocephala, P. chionantha, P. Maximowiczii, P. prionotes, P. Cockburniana* et dans le tissu sporogène des anthères de *P. obconica* et *P. pseudosikkinnensis*).

Les expériences de Winkler (1916) et celles de Jorgensen (1928), pour obtenir des polyploïdes chez plusieurs espèces du genre *Solanum*, démontrent, indubitablement, que ces formes se sont établies par quelques uns des procédés que nous venons de décrire.

La duplication des chromosomes dans les tissus somatiques peut avoir lieu aussi bien dans des formes pures que dans des hybrides interspécifiques. Ce dernier cas a un intérêt tout particulier, car on peut alors obtenir, à partir des hybrides, des formes allotétraploïdes ou amphidiploïdes, que leur constitution chromosomique rend constantes et fertiles. Nous connaissons maintenant plusieurs exemples de formes allotétraploïdes produites par la duplication somatique (voir chap. v).

Des formes tétraploïdes peuvent donc apparaître, dans les conditions naturelles, au moyen des procédés que nous venons de décrire ; ces mêmes formes peuvent produire, à leur tour et de la même façon, des formes octoploïdes. Les croisements de gamètes, produits par les diploïdes, les tétraploïdes et les octoploïdes, peuvent provoquer l'apparition d'autres formes, et de là, l'origine de la série 2x, 3x, 4x, 5x, 6x, 7x, etc.

2) Les polyploïdes peuvent avoir leur origine dans des anomalies des divisions de réduction.

Le mécanisme des divisions meiotiques est aussi sensible, ou plus encore, que celui des divisions somatiques ; il peut donc être influencé par les mêmes agents dont nous avons déjà parlé (variations de température, substances chimiques, etc.) et qui pourront provoquer des irrégularités, ce qui est clairement démontré par les travaux de Sakamura (1920), Borgestam (1992), de Mol (1923 et 1928), Belling (1925), Michaëlis (1926), etc.

Nagao (1933) enumère les anomalies suivantes :

a) Distribution inégale des chromosomes dans la division hétérotypique ;

b) Formation de noyaux de restitution ;

c) Division équationnelle au lieu de division réductionnelle ;

d) Confluence des deux fuseaux de la mitose homéotypique.

Les anomalies *b*, *c* et *d* provoquent la formation de gamètes à 2x chromosomes. De la fusion de ces gamètes avec des gamètes normaux (x) il résultera des diploïdes, et de la fusion de gamètes à 2x chromosomes entre eux il résultera des tétraploïdes. Les anomalies dont nous avons fait mention peuvent avoir lieu aussi chez les triploïdes et chez les tétraploïdes, et de la fusion des gamètes polyploïdes entre eux la série des formes 2x, 3x, 4x, 5x, 6x, etc. prendra naissance.

Souvent, chez les hybrides, les divisions de réduction ne peuvent avoir lieu régulièrement, à cause du manque d'attraction des chromosomes entre eux, ce qui empêchera les chromosomes de former des bivalents. Cependant, grâce à l'apparition de «divisions de réduction semi-hétérotypiques» (Rosenberg, 1926) et, par suite, grâce à la formation de noyaux de restitution (Rosenberg, 1926), il se peut que des gamètes se produisent, qui possèdent tous les chromosomes existant dans les cellules somatiques de l'hybride. La fusion de deux de ces gamètes produira des formes amphidiploïdes, ayant les mêmes caractères que celles que l'on peut obtenir au moyen de la duplication somatique. Les gamètes diploïdes produits par l'hybride sont, en général, les plus viables ; on comprend donc aisément que la descendance d'un pareil hybride soit constituée par des tétraploïdes qui se comporteront comme des espèces nouvelles.

3) Les polyploïdes peuvent prendre naissance par la régénération de sporophytes, qui peuvent produire des gamétophytes, dans les groupes de plantes possédant une alternance régulière de générations. Les recherches très connues de Marchal et de F. v. Wettstein sur les mousses et celles de Goebel sur les fougères appartiennent à ce domaine. Voilà en quoi consiste la méthode :

Un morceau de sporophyte, par exemple celui d'une capsule de mousse, peut, par régénération, produire un protonéma, qui, à son tour, produira un gamétophyte à 2x chromosomes. À partir de celui-ci on peut obtenir, par la fécondation d'un archégone, un sporophyte à 4x chromosomes, qui, par régénération, pourra produire

un gamétophyte pourvu du même nombre de chromosomes. De celui-ci, on pourra former un sporophyte octoploïde et ainsi de suite. On comprend aisément que par la fusion de gamètes des différentes formes l'on puisse obtenir aussi la série x, 2x, 3x, 4x, 5x, etc.

4) La polyspermie, et on le comprend aisément, peut aussi être responsable de l'apparition de formes polyploïdes.

Comme nous l'avons déjà vu, les formes polyploïdes ne *N. bulbocodium* prennent très souvent naissance à l'état sauvage. Leur formation n'a pas encore été assez étudiée et nous avons l'intention de traiter ce sujet de plus près dans un travail ultérieur. Néanmoins, nous exposerons ici quelques considérations en attendant que, plus tard, d'autres recherches nous fournissent de nouvelles données pour la solution du problème.

Nous ne sommes jamais arrivés à trouver des cellules à deux noyaux ni des secteurs tétraploïdes dans les pointes végétatives de racines d'individus diploïdes, appartenant à l'espèce *N. bulbocodium* ainsi qu'à bien d'autres que nous avons étudiées. La duplication de chromosomes dans les tissus somatiques, si toutefois elle a lieu, n'a cependant pas encore été observée. Comme, chez les narcisses, la polyploïdie est très fréquente et la duplication somatique semble y être très rare, nous sommes portés à conclure que ce phénomène n'est pas un facteur de grande importance en ce qui concerne l'origine des formes polyploïdes. Cependant, on peut admettre la possibilité de son apparition, puisque de Mol a obtenu, dans ses cultures, au moyen de variation de bourgeons *(bud-variation)*, deux formes tétraploïdes, pourvues de 28 chromosomes chacune, à partir des formes «Lucifer» et «Fuselier», résultant, toutes deux, de l'hybride *N. poëticus* × *N. pseudonarcissus*, qui possède 14 chromosomes.

Les formes polyploïdes de *N. bulbocodium* ont dû être produites par le croisement de gamètes polyploïdes formés en conséquence d'irrégularités dans les divisions de réduction. De Mol (1923 et 1928), en soumettant des bulbes de *Tulipa* et d'*Hyacinthus* à des variations de température, a vérifié que, dans ces plantes, entre les grains de pollen au nombre normal de chromosomes (n) d'autres aparaissaient, où ce nombre était de 2n et d'autres encore où il était de 4n. On peut reconnaître très facilement ces trois catégories de grains de pollen, grâces aux différences de grandeur existant entre eux. Comme les grains de pollen géants apparaissent en grande quantité, de Mol attribue à leur formation et fusion la cause de l'apparition des formes

polyploïdes. Puisqu'il y a une grande analogie entre la biologie des tulipes et celle des narcisses, ces dernières plantes peuvent être vraisemblablement influencées aussi par les variations de température, et il se peut que des gamètes s'y forment ayant en double et en quadruple le nombre des chromosomes, ce qui expliquerait l'apparition de la polyploïdie chez ces plantes.

Le pollen des individus des environs de Coimbra présente 15 %, environ, de grains imparfaits. Ce fait tend à montrer que les divisions de réduction sont irrégulières et que, avec des grains de pollen normal à 7 chromosomes, il s'en forme quelques uns qui sont diploïdes et d'autres tétraploïdes. En observant le pollen, nous nous sommes, cependant, rendu compte que les grains normaux présentaient une grande uniformité de grandeur, et qu'on ne remarquait pas l'existence de grains géants parmi eux. Quoique nous soyions assez enclins à croire que la principale cause de l'apparition des formes polyploïdes, à l'état sauvage, est la formation de gamètes pourvus de chromosomes en double et en quadruple, nous n'avons cependant pas encore assez d'éléments qui nous permettent de formuler cette afirmation d'une façon catégorique. Pour confirmer ou infirmer cette opinion, il faudra faire l'étude des divisions de réduction chez les individus diploïdes et polyploïdes, vérifier l'influence des variations des conditions externes sur la marche de ces divisions, et déterminer le pourcentage de gamètes ayant un nombre de chromosomes multiple du normal. Nous espérons, dans l'avenir, approfondir ce problème.

Résumé

Narcissus bulbocodium est très polymorphe. Quelques taxonomistes y distinguent plusieurs variétés, tandis que d'autres considèrent ces variétés comme des espèces distinctes. Nos recherches caryologiques montrent que ce polymorphisme est dû à la fréquente apparition de la polyploïdie à l'état sauvage. Ainsi, la population des environs de Coimbra est constituée par des individus diploïdes ; celle de São Martinho do Pôrto et de Pôrto de Mós par des individus tétraploïdes et celle du Pinhal de Leiria par des individus pentaploïdes. Enfin, un individu, provenant de Póvoa de Lanhoso, était hexaploïde ; et, dans une population de *N. bulbocodium* var. *nivalis* de la Serra da Estrêla, nous avons trouvé un individu trisomique. Ces populations

de polyploïdes se présentaient pures et n'étaient pas constituées par le mélange de plusieurs polyploïdes. Puisque les polyploïdes se forment à partir des diploïdes, on devrait s'attendre à ce que, croisés entre eux, ils produissent des formes ayant plusieurs degrés de polyploïdie, et que les populations fussent mixtes. La pureté des populations signifie, peut-être, qu'il se produit, dans la nature, l'élimination d'un certain nombre de polyploïdes, les mieux adaptés résistant seuls. Le fait que nous n'avons jamais trouvé de formes triploïdes est très significatif.

N. bulbocodium se trouve en pleine évolution, et tend surtout à la polyploïdie. Un grand nombre de polyploïdes sont vigoureux et tout à fait fertiles; voilà pourquoi on peut considérer quelques-uns d'entre eux comme des espèces distinctes. Nous en avons la preuve dans l'exemple des individus de São Martinho do Pôrto, car ils présentent, par rapport au type de l'espèce, des différences tellement grandes, que, nous en sommes convaincus, la plupart des taxonomistes les cousidéreraient comme une espèce nouvelle.

Puisque 14 est le nombre somatique le plus petit qu'on ait trouvé chez *N. bulbocodium,* le nombre fondamental de cette espèce est 7. La série polyploïde doit donc être constituée par les nombres 7, 14, 21, 28, 35, 42, etc.

Les formes de São Martinho do Pôrto et de Pôrto de Mós, tout en étant tétraploïdes pour ce qui est de leur masse chromosomique, n'ont que 26 chromosomes au lieu d'en avoir 28. Les 26 chromosomes ont pris naissance, à partir des 28, par soudure, bout à bout, des paires de chromosomes L p qui ont la branche courte plus petite. La soudure a provoqué l'apparition d'une paire de chromosomes L L, appartenant à un type différent de celui que l'on trouve chez les diploïdes et dans d'autres formes polyploïdes.

D'après ces observations, nous sommes portés à croire que la polyploïdie et la sondure de chromosomes ensemble peuvent avoir une grande importance sur l'évolution de la garniture chromosomique, en provoquant l'apparition de nombres de chromosomes aneuploïdes et de nouveaux types de chromosomes. Il y a bien des nombres chromosomiques dans le règne végétal, dont les rapports nous semblent assez obscurs, qui pourront être expliqués par ces phénomènes.

Le rapport entre la polyploïdie et la taille des individus est très complexe. Quoique la dimension des cellules augmente progressi-

vement des formes diploïdes aux formes hexaploïdes la dimension des organes et de leurs parties varie d'une façon assez irrégulière dans les différentes formes polyploïdes. Nous avons essayé, d'après les connaissances génétiques actuelles, de donner une explication probable des faits observés.

Le mode de formation des polyploïdes de *N. bulbocodium* n'est pas encore parfaitement connu. Nous sommes portés à croire qu'elles proviennent, pour la plupart, de la fusion des gamètes haploïdes et polyploïdes, ces derniers formés par des irrégularités dans les divisions de réduction. Pour éclaircir ce problème, de nouvelles études sont nécessaires.

CHAPITRE III

Les chromosomes de « N. pseudonarcissus » L., de « N. cyclamineus » DC., de « N. reflexus » Brot., de « N. incomparabilis » Mill. et de « N. odorus » L.

1 — NARCISSUS PSEUDONARCISSUS L. (FIGS. 22 ET 23, PL. V)

Les chromosomes de cette espèce ont été déjà étudiés par de Mol (1922) et Nagao (1929, 1930 *b*, 1933). En examinant quelques variétés horticoles, de Mol a trouvé des formes diploïdes (14 chromosomes), des formes triploïdes (21) et des formes tétraploïdes (28). Outre les variétés possèdant un nombre de chromosomes multiple du nombre fondamental, l'auteur en a trouvé d'autres aux nombres irréguliers (20 et 22). Pour ce qui est de la morphologie des chromosomes, l'auteur dit que les formes diploïdes en possèdent 10 longs et 4 courts. Nagao a trouvé aussi des formes diploïdes, triploïdes et tétraploïdes, et d'autres encore aux nombres irréguliers (1). Bien que l'auteur ne décrive pas les chromosomes, il présente deux plaques équatoriales de deux formes diploïdes *(Victoria* et *Albicans)* où l'on trouve, ainsi que de Mol l'indique, 10 chromosomes longs et 4 courts. Néanmoins, parmi les chromosomes longs on remarque une certaine diversité de types.

(1) Pour d'autres détails, voir notre travail *Estudos nos cromosomas das Liliáceas e Amarilidáceas*, pag. 65, 66 et 67, qui renferme une liste des nombres de chromosomes trouvés par de Mol et Nagao dans les variétés qu'ils ont examinées.

Afin d'étudier, plus en détail, la morphologie des chromosomes de cette espèce, nous avons utilisé une plante cultivée depuis longtemps dans le Jardin Botanique de Coimbra (fig. 22, Pl. v) mais dont l'origine nous est tout à fait inconnue. Nous soupçonnons, cependant, qu'elle a été donnée au Jardin Botanique par l'une quelconque des maisons qui fournissent les plantes ornementales (Vilmorin et Andrieux, Cayeux et Le Clerc, etc.). Nous avons trouvé 14 chromosomes aussi bien dans des cellules d'ovules jeunes (fig. 20) que dans les pointes végétatives des racines (fig. 21, 22 et 23), ce

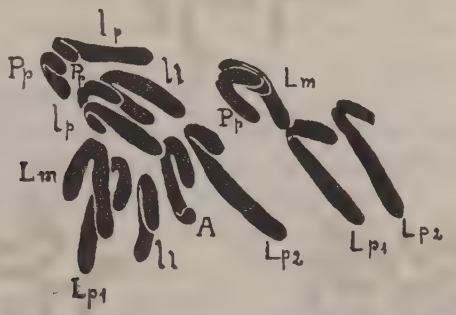
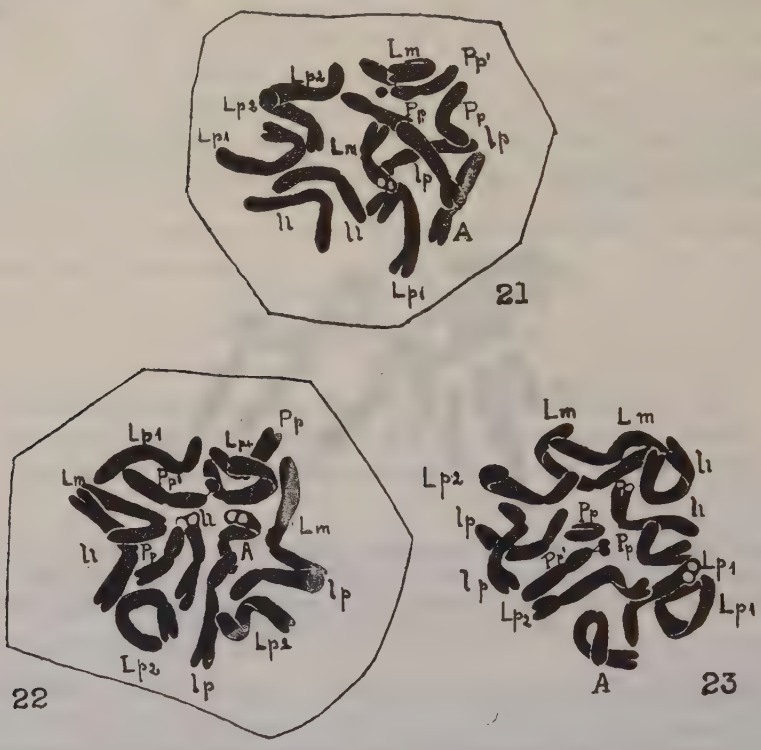


Fig. 20 — *Narcissus pseudonarcissus* L. Moitié d'une anaphase dans une cellule d'un jeune ovule. 14 chromosomes, indiqués par les symboles respectifs. Le satellite du chromosome l'p' est passé inaperçu; voilà pourquoi ce chromosome est désigné par le symbole Pp. Explication dans le texte. Méthode de Heitz. × 2000.

qui montre que la plante est diploïde. Nous en avons d'ailleurs été fort étonné à cause de la grande taille des individus (fig. 22, Pl. v). Au point de vue caryologique, les plantes sont remarquables; elles possèdent, en effet, 11 chromosomes longs et 3 courts, au lieu des 10 longs et des 4 courts trouvés par de Mol et Nagao. Il est extrêmement difficile de classer les chromosomes longs. Néanmoins, l'étude de plusieurs anaphases et métaphases nous a permis de vérifier que les types de chromosomes existants sont les suivants:

1 — Deux paires de chromosomes L p;
2 — Une paire de chromosomes L m, dont la branche L est un peu plus petite que la branche L des chromosomes Lp;
3 — Une paire l1;
4 — Une paire de chromosomes l p. Il est extrêmement difficile de les distinguer des chromosomes L p;
5 — Un chromosome qui n'a pas son homologue, peut-être du type l m (A);

6 — Un chromosome pourvu de satellite P p′;
7 — Une paire P p.
(Voir les figures 20, 21, 22 et 23; les différents types de chro-



Figs. 21, 22 et 23 — *Narcissus pseudonarcissus* L. Métaphases dans des cellules du périblème de la pointe végétative de la racine. La fig. 23, Pl. v, est une microphotographie de la plaque équatoriale représentée dans la fig. 21. Explication dans le texte. Fix. Navachine non modifié. ×1000.

mosomes y sont indiqués par leurs symboles) (1). La formule chromosomique de ces individus de *N. pseudonarcissus* est donc la suivante :

$$2n = 4Lp + 2Lm + 2l_1 + 2lp + 1lm(A) + 1Pp' + 2Pp$$

(1) Dorénavant, dans les figures, les chromosomes seront indiqués par leurs symboles. Quand il existe plusieurs paires de chromosomes du même type, les éléments, que l'on croit appartenir à la même paire, sont indiqués par le même nombre placé comme indice du symbole du chromosome. S'il n'existe qu'une seule paire d'un certain type, les deux éléments sont représentés par leurs symboles non numérotés.

D'après la description ci-dessus, on voit que ces plantes présentent des noyaux asymétriques, et qu'elles possèdent, au lieu d'un chromosome P p′, un autre, dépourvu de satellite et appartenant à un type différent (A). Il est extrêmement difficile de vérifier l'existence d'un seul chromosome pourvu de satellite, ceux-ci étant tellement petits que l'un deux peut passer inaperçu. Cependant, nous avons observé avec attention quelques dizaines de plaques équatoriales et nous n'y avons jamais identifié deux chromosomes P p′. Il y avait toujours 11 chromosomes longs et 3 courts, un seul étant satellitifère. La constitution chromosomique de ces exemplaires est donc remarquable ; on trouvera, peut-être, son explication dans l'une des deux hypothèses suivantes :

1 — Puisque normalement on aurait dû trouver deux chromosomes P p′, l'asymétrie nucléaire a peut-être été produite par translocation, au moyen de l'un des deux procédés suivants :

a) Une branche de l'un des chromosomes longs s'est fragmentée et le plus petit de ses fragments détaché s'est fondu à la branche p′ du chromosome P p′. Le satellite, absorbé par cette fusion, aurait disparu. Le chromosome P p′ se serait donc transformé en un chromosome du type l m (A), ce qui aurait provoqué l'apparition de 11 chromosomes longs et 3 courts.

Mais, si telle a été l'origine de l'asymétrie nucléaire, il deviendrait possible d'identifier le chromosome qui, par fragmentation, a perdu le segment qui se serait fondu à la branche p′ du chromosome P p′. Cependant, les plaques équatoriales observées portent des chromosomes complets. Malgré cela, on peut encore accepter l'explication donnée si l'on admet que la plante étudiée est issue du croisement d'un gamète normal avec un gamète porteur du chromosome P p′ déjà modifié. Dans ce cas, cet exemplaire de *N. pseudonarcissus* présenterait un exemple de réduplication, puisque, dans sa garniture somatique, on trouverait, en triple, un certain segment d'un chromosome long : le premier et le deuxième chez les deux chromosomes homologues, et le troisième fondu avec la branche p′ du chromosome P p′. Si cela était, la plante posséderait, en triple, tous les gènes existant dans ce segment et, par conséquent, elle serait trisomique, par rapport à lui.

b) Des branches de certains chromosomes longs, quelques petits segments auraient pu se détacher, puis se fondre avec la branche p′ du chromosome P p′. Le satellite aurait été entraîné dans la fusion.

Dans cette hypothèse, les fragments détachés des chromosomes longs seraient très petits et l'on ne pourrait s'apercevoir que les chromosomes ne sont plus complets. L'apparition de phénomènes, semblables à ceux dont nous avons parlé pour expliquer les faits observés, a très souvent été mise en évidence par plusieurs chercheurs (voir Darlington, 1932). Il en résulte que notre hypothèse ne peut nullement être considérée comme purement imaginaire.

2 — L'asymétrie nucléaire peut provenir de la constitution hybride de la plante. L'existence de onze chromosomes longs et de trois courts, dont un seul appartenant au type P p′, peut être expliquée, si l'on admet que, dans sa guarniture chromosomique, la plante possède deux génomes différents. Ainsi, cette garniture chromosomique aurait pu être issue de la fusion d'un gamète d'une espèce pourvue de six chromosomes longs et d'un chromosome court avec un gamète normal de *N. pseudonarcissus* (cinq chromosomes longs et deux courts).

Bien des raisons nous incitent à penser que cette hypothèse est acceptable, mais, malheureusement, aucune d'elles n'est décisive.

a) L'étonnante vigueur des plantes (fig. 22, Pl. v). On sait, depuis les premières expériences d'hybridation, que le croisement des espèces entre elles produit, souvent, des exemplaires bien plus vigoureux que les plantes d'où ils sont issus. Ce phénomène, nommé *hétérosis*, est bien évident chez nos exemplaires. Ainsi, ils sont bien plus vigoureux, aux points de vue de la grandeur des bulbes, de la longueur et de la largeur des feuilles, et de la grandeur des fleurs, que les exemplaires tétraploïdes (fig. 24, Pl. v).

Ce fait semble donc étayer l'hypothèse de leur origine hybride. Néanmoins, puisqu'il est possible que les dimensions des individus dépendent de certains gènes nous pouvons penser qu'il s'agit d'une race géante. La première hypothèse pourrait aussi expliquer la vigueur des plantes, si l'on admet que dans le segment rédupliqué, on trouve les gènes commandant la grandeur. Il est donc évident que cette preuve est bien problématique.

b) Les plantes sont très peu fertiles. La plupart des capsules, même quand les fleurs sont artificiellement pollinisées, ne présentent pas une seule graine développée. Les autres ne présentent qu'une, deux ou trois graines bien conformées. Il semble que cette infertilité révèle la nature hybride des exemplaires ; en tout cas, l'observation de capsules de *N. cyclamineus* — des plantes non hybrides provenant

de l'état sauvage et cultivées dans les mêmes conditions que celles de *N. pseudonarcissus* — nous a montré que, pour ce qui est de la fertilité, cette espèce présentait un comportement assez voisin de celui des exemplaires de *N. pseudonarcissus*. Fait qui nous montre que cette preuve n'est pas décisive, non plus.

c) Le narcisse que nous avons étudié a été probablement envoyé au Jardin Botanique par l'une des maisons qui fournissent des plantes ornementales. Or, l'hybridation entre espèces est fréquemment réalisée dans les cultures de narcisses pour obtenir des plantes plus vigoureuses et plus belles. Nos plantes auraient pu être produites ainsi. Cette preuve est encore plus problématique que les autres.

En effet, si ces plantes sont issues du croisement de *N. pseudonarcissus* avec une autre espèce, l'analyse détaillée des caractères de la morphologie externe n'a, en tout cas, mis en évidence aucun caractère indice de l'influence de cette autre espèce. Il faudrait alors admettre que les caractères de *N. pseudonarcissus* ont complètement dominé ceux de l'autre espèce.

Si nous voulions vraiment attribuer à ces plantes une origine hybride, *N. incomparabilis* serait la seule espèce capable de produire, croisée avec *N. pseudonarcissus,* une garniture chromosomique semblable à celle que nous avons observée. En effet, cette plante (voir plus loin) est pourvue de onze chromosomes longs et de trois courts, et aurait peut-être pu produire des gamètes à six chromosomes longs et un court. Le croisement de ces gamètes avec d'autres normaux de *N. pseudonarcissus* aurait produit des plantes à onze chromosomes longs et trois courts, pareils à ceux que nous avons examinés. Les caractères caryologiques et ceux de la morphologie externe de *N. incomparabilis* (voir plus loin) montrent, assez clairement, que cette espèce est un hybride de *N. pseudonarcissus* et *N. poëticus*. Or, en supposant que nos exemplaires aient été produits par le croisement de *N. incomparabilis* avec *N. pseudonarcissus,* on comprendra aisément que les plantes puissent être pareilles, morphologiquement, à *N. pseudonarcissus,* puisqu'elles auront, naturellement, peu de chromosomes provenant de *N. poëticus*. Cette dernière hypothèse est assez vraisemblable et on pourrait peut-être la vérifier en étudiant comparativement les divisions réductrices chez *N. incomparabilis* et chez nos plantes.

Si nous considérons maintenant les deux hypothèses émises, nous

constatons que nous ne possédons pas encore de certitudes suffisantes nous permettant de decider. Néanmoins, nous croyons plus vraisemblable de considérer nos plantes comme issues du croisement de *N. pseudonarcissus* avec *N. incomparabilis*.

NARCISSUS PSEUDONARCISSUS var. BICOLOR (FIG. 24, PL. V)

Les observations actuelles sur cette variété, originaire de la Serra da Estrêla, confirment les résultats que nous avons obtenus em 1931.

Fig. 24 — *Narcissus pseudonarcissus* var. *bicolor*. Métaphase dans une cellule de la pointe végétative de la racine. On compte 28 chromosomes, dont 20 longs (chromosomes non signalés) et 8 courts Pp (A_1–A_8). Parmi ceux-ci, on en trouve deux satellitifères (A_1 et A_2). Fix. Navachine (Bruun). × 8000.

Il s'agit, en effet, d'une forme tétraploïde à 28 chromosomes, qui s'est produite à l'état sauvage. Il est extrêmement difficile de distinguer les chromosomes homologues dans les plaques équatoriales, à cause du nombre élevé de chromosomes et de leur mauvaise disposition; il devient donc impossible de déterminer, en toute précision, la relation existant entre la longueur des deux branches. On distingue, en tout cas, 20 chromosomes longs (fig. 24, les chromosomes non signalés) et 8 courts (fig. 24, A_1-A_8), qui correspondent, respectivement, à la duplication des deux groupes de 10 et 4, caractéristiques des formes diploïdes normales.

Parmi les chromosomes courts P p, nous en avons trouvé deux

satellitifères (A_1 et A_2). Il est possible que les quatre le soient mais que nous en'ayons observé deux seulement. Les chromosomes trouvés dans la var. *bicolor* appartiennent aux mêmes types que ceux de la forme diploïde; cela nous amène à conclure que ces plantes ne sont pas amphidiploïdes, c'est à dire qu'elles n'ont pas pris naissance par duplication de chromosomes après l'hybridation de deux espèces différentes.

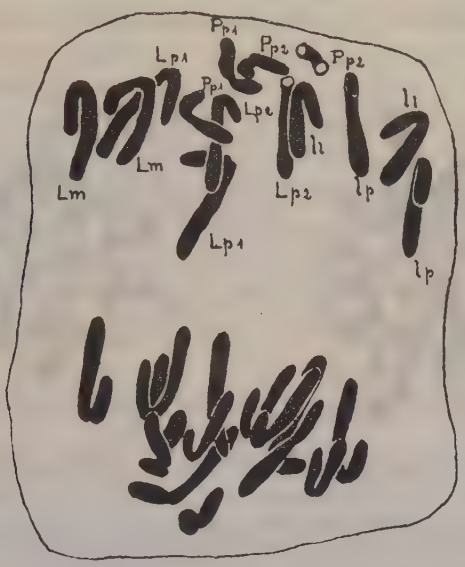


Fig. 25 — *Narcissus cyclamineus* DC. Anaphase dans une cellule d'un jeune ovule. Deux groupes de 14 chromosomes, dont le supérieur montre, assez clairement, la forme des chromosomes. Chacun d'eux est indiqué par le symbole respectif. La fixation n'a pas conservé les satellites; voilà pourquoi les chromosomes satellitifères sont désignés par le symbole Pp. Comparer avec la fig. 25, Pl. V; cette figure est la microphotographie de cette anaphase. Méthode de Heitz. × 2000.

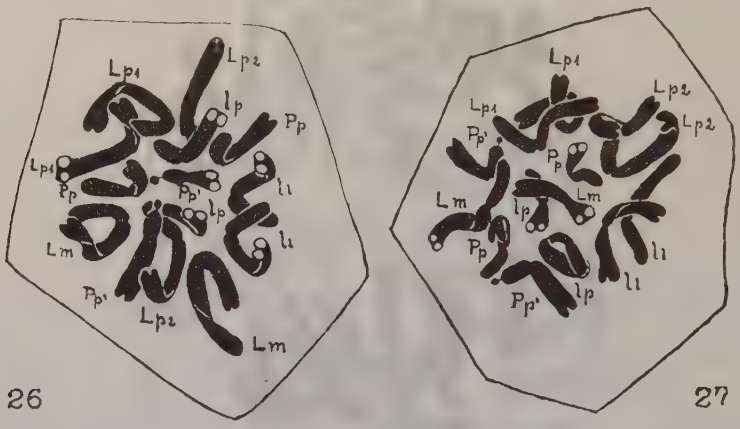
2 — NARCISSUS CYCLAMINEUS DC.

Cette espèce est remarquable à cause de sa beauté et de sa rareté. En effet, on ne la trouve au Portugal que sur les bords des fleuves Ferreira et Avintes, aux environs du Pôrto. Le matériel, que nous avons obtenu grâce à l'obligeance du Prof. Gonçalo Sampaio, a été récolté dans un jardin du Pôrto. On l'y avait apporté d'une des localités où il se rencontre à l'état sauvage.

Baker, Ascherson et Graebner et d'autres auteurs considèrent *N. cyclamineus* comme une sous-espèce de *N. pseudonarcissus*. Au con-

traire, les auteurs portugais (Júlio Henriques, Gonçalo Sampaio et Pereira Coutinho) le considèrent comme une espèce distincte. Nous partageons l'opinion des taxonomistes portugais.

De Mol (1922) a, le premier, étudié les chromosomes de *N. cyclamineus*. D'après cet auteur, leur garniture chromosomique est pareille à celle des autres variétés de *N. pseudonarcissus,* c'est-à-dire qu'elle est formée de 10 chromosomes longs et de 4 courts. L'étude de quelques anaphases (fig. 25) et de quelques métaphases (figs. 26



Figs. 26 et 27 — *Narcissus cyclamineus* DC. Métaphases dans la pointe végétative de la racine. Explication minutieuse dans le texte. Fix. Navachine non modifié. × 2000.

et 27) nous a permis d'analyser, assez rigoureusement, la morphologie des 14 chromosomes que nous avons déterminés comme suit:

1 — Deux paires de chromosomes L p;

2 — Une paire de chromosomes L m;

3 — Une paire l i;

4 — Une paire l p (ces chromosomes ont la branche longue plus courte que celles des deux paires L p; néanmoins, il est extrêmement difficile de distinguer les chromosomes L p des l p, et, pour la plupart des figures, il est même impossible de le faire);

5 — Une paire P p';

6 — Une paire P p.

(Voir les figures 25, 26 et 27, où les chromosomes sont indiqués par leurs symboles respectifs).

On peut donc traduire la garniture chromosomique de *N. cyclamineus* par la formule suivante :

$$2n = 4Lp + 2Lm + 2l_1 + 2lp + 2Pp' + 2Pp.$$

Comme l'on voit, il existe deux chromosomes pourvus de satellites. Ceux-ci sont de petits corpuscules sphériques, reliés à la branche la plus courte du chromosome par un filament très mince. Les satellites ont, tous les deux, la même grandeur. Ainsi, il n'y a aucune asymétrie dans les noyaux des plantes examinées.

Dans ces plantes, la concordance de résultats, entre les figures obtenues par la technique de Heitz et celles obtenues dans les pointes végétatives de racine par la technique de l'inclusion, est assez parfaite, sauf en ce qui concerne les satellites. La méthode de la coction au carmin acétique est trop brutale, et ce n'est que très rarement qu'elle respecte les satellites. Voilà pourquoi ils ne figurent pas dans les dessins publiés ici et obtenus par cette technique. Au contraire, le liquide de Navachine les conserve très bien.

NARCISSUS PSEUDONARCISSUS × N. CYCLAMINEUS

Dans le jardin où nous avons récolté *N. cyclamineus* nous avons trouvé une forme qui, d'après les caractères de la morphologie externe, a été identifiée comme un hybride de *N. pseudonarcissus* et de *N. cyclamineus*. Il n'y a rien d'étonnant à l'apparition de cet hybride, puisque les deux espèces croissent ensemble dans les mêmes parterres. L'aspect de l'exemplaire récolté était nettement intermédiaire entre celui de chacun des parents.

Les métaphases (fig. 28) et les anaphases (fig. 29, et fig. 26, Pl. v), observées dans des cellules d'ovules jeunes, nous ont montré 14 chromosomes ayant les mêmes caractères morphologiques que ceux de *N. cyclamineus*.

Les satellites de l'une des paires de chromosomes Pp, n'on pas été observés, car nous n'avons examiné que des préparations obtenues avec la technique de Heitz. Nous n'avons pas fait l'étude dans les pointes végétatives de racine parce que ce matériel nous a manqué.

L'analogie entre les chromosomes de cet hybride et ceux de *N. cyclamineus* montre que les garnitures chromosomiques de *N. cyclamineus* et *N. pseudonarcissus* sont pareilles, ce qui est en accord avec leurs affinités morphologiques.

3 — NARCISSUS REFLEXUS BROT.

L'exemplaire examiné (fig. 29, Pl. VI) a été récolté dans la Serra do Gerez ; il est assez vigoureux et possède un bulbe sphérique plus gros que la normale, trois feuilles assez larges et deux pédoncules

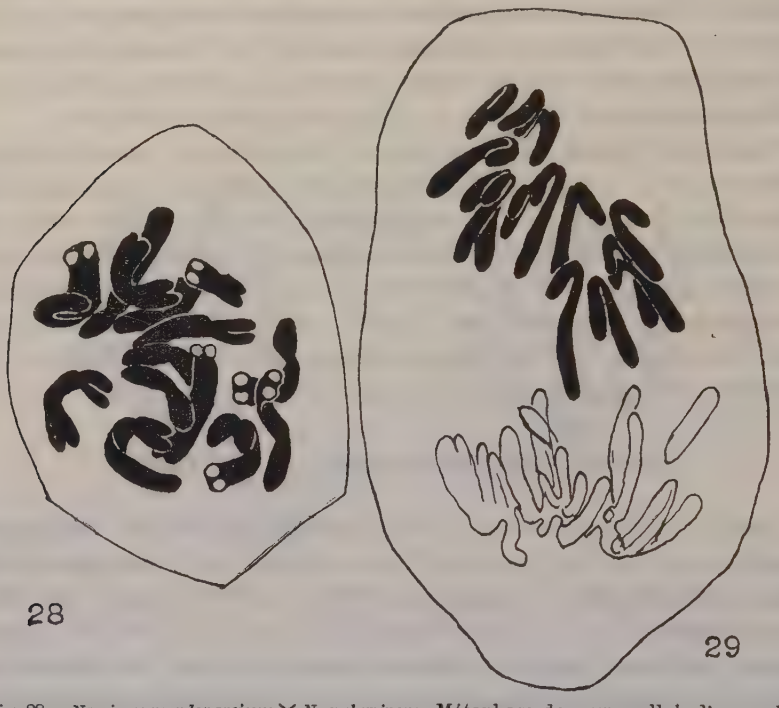


Fig. 28 — *Narcissus pseudonarcissus* × *N. cyclamineus*. Métaphase dans une cellule d'un ovule.
Fig. 29 — *Id.* Anaphase, où l'une des moitiés montre nettement la forme des 14 chromosomes.
Confronter avec la fig 28, Pl. v. Méthode de Heitz. × 2000.

floraux. En outre, l'exemplaire est longistylé comme le montre la photographie.

Nous avons étudié les chromosomes de cette espèce en 1931 ; la formule chromosomique établie, à cette date, était la suivante :

$$2n = 6Lp + 2lp + 6PP$$

Comme nous n'avions employé, dans cette étude, que des figures obtenues avec la technique de Heitz nous n'avions pu mettre en évidence l'existence ou l'absence de chromosomes satellitifères. Nos recherches actuelles, faites sur des ovules jeunes et sur des pointes

végétatives de racine, nous ont permis de décrire plus minutieusement la garniture chromosomique de cette espèce et de vérifier l'é-

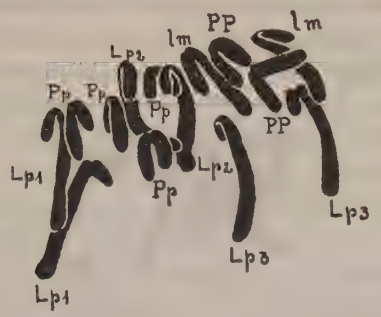


Fig. 30 — *Narcissus reflexus* Brot. Moitié d'une anaphase dans une cellule d'un ovule. Explication dans le texte. Méthode de Heitz. × 2000.

xistence d'une paire de chromosomes satellitifères. La figure 30 représente la moitié d'une anaphase, dans la cellule d'un ovule, coloreé au carmin-acétique. Les figures 31 et 32 représentent des métaphases dans des cellules des pointes végétatives de racine. On peut y compter 14 chromosomes et identifier les types suivants :

1 — Trois paires Lp qui se ressemblent beaucoup ;

2 — Un paire lm, que nous avons considérée, dans notre étude précédente, comme appartenant au type lp ;

3 — Une paire PP ;

4 — Une paire Pp ;

5 — Une paire Pp′ ; la branche P semble y être plus petite qu'elle ne l'est dans les chromosomes PP et Pp.

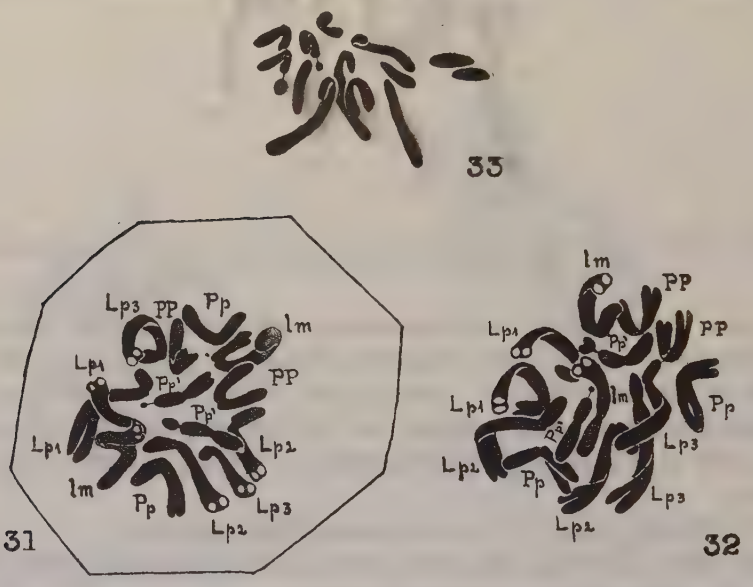
(Voir les figures 30, 31 et 32, où les chromosomes sont indiqués par leurs symboles respectifs).

La formule chromosomique de *N. reflexus* est donc :

$$2n = 6Lp + 2lm + 2PP + 2Pp + 2Pp'$$

Les noyaux de cette plante sont asymétriques, puisque les satellites ont des grandeurs différentes (figs. 31, 32 et 33) : alors que l'un d'eux est une petite granulation, à peine perceptible, placée à l'extrèmité du filament qui la relie au chromosome, l'autre est assez gros, ayant un diamètre à peu près égal à la moitié de celui du chomosome.

C'est S. Navachine (1912) qui a découvert, le premier, l'asymétrie nucléaire chez *Galtonia candicans* et *Muscari tenuiflorum*. En étudiant ces plantes, l'auteur a vérifié l'existence d'un dimorphisme nucléaire, qui se traduisait par l'apparition de races symétriques pourvues de satellites de la même grandeur, et d'autres, asymétri-



Figs. 31 et 32 — *Narcissus reflexus* Brot. Métaphases dans la pointe végétative de la racine Les chromosomes sont désignés par leurs symboles. Remarquer la différence de grandeur des satellites.

Fig. 33 — Moitié d'une anaphase incomplète, où l'on voit les deux chromosomes satellitifères. Remarquer la différence de grandeur des satellites. Fix. Navachine (Bruun). × 2000.

ques, pourvues d'un satellite plus grand (aussi grand que celui des premières races) et d'un autre plus petit. S. Navachine a comparé ce phénomène au dimorphisme des fleurs chez plusieurs plantes (hétérostylie) et au dimorphisme sexuel des animaux. L'auteur croit aussi que les races asymétriques, pourvues d'un grand satellite et d'un autre petit, sont issues de l'hybridation d'individus pourvus de grands satellites et d'autres pourvus de petits satellites. Le croisement de ces deux races symétriques engendrerait donc des individus asymétriques. On devrait par conséquent s'attendre à voir apparaître dans la descendance de ces hybrides des individus symétriques à deux petits satellites. Il s'ensuit que les plantes de *Galtonia candicans* auraient dû être trimorphes, tandis que celles que l'auteur

a trouvées sont dimorphes. En étudiant plusieurs plantes, S. Navachine n'est pas arrivé à trouver de races pourvues de deux petits satellites ; il en a donc conclu que cette combinaison homozygotique n'était pas viable, et que ces plantes étaient déstinées à mourir pendant les premières phases de leur développement. L'auteur explique ainsi pourquoi il n'a trouvé que deux races au lieu de trois.

M. Navachine (1926) remarque le même comportement chez *Crepis Dioscoridis*. Néanmoins, dans cette espèce, l'auteur vérifie l'existence des trois races théoriquement attendues : race à satellites égaux et grands, race à satellites égaux et petits et race à un grand satellite et un petit satellite. L'auteur désigne respectivement ces trois races par les symboles + +, — — et + —; nous emploierons aussi ces symboles.

D'après M. Navachine, voilà comment l'apparition des races asymétriques a dû avoir lieu : — Il s'est produit une altération des dimensions des satellites (augmentation ou diminution) chez quelques individus normax. Le croisement de ces individus avec d'autres normaux a engendré une descendance hybride, constituée par des individus hétérozygotiques pourvus de deux satellites, l'un grand et l'autre petit. Le croisement de ces individus aurait provoqué, à leur tour, l'apparition des trois races différents : + +, + — et — —. La proportion numérique entre les individus de ces trois races sera précisément celle que l'on obtient dans la segrégation mendelienne d'un monohybride, c'est-à-dire 1 : 2 : 1. En effet, dans 175 germinations de *Crepis Dioscoridis*, l'auteur a trouvé 43 individus à la constitution + +, 90 à la constitution + — et 42 à la constitution — —, ce qui s'accorde assez étroitement avec la relation théorique 1 : 2 : 1.

Contrairement à ce qui se passe chez *Galtonia*, M. Navachine a trouvé, chez *Crepis Dioscoridis*, les trois races. Comme les plantes étudiées n'étaient pas arrivées à leur complet développement, mais se trouvaient seulement à l'état de germination, l'auteur pense qu'il est possible que la race symétrique — — disparaisse, incapable peut-être d'atteindre l'état adulte. Ainsi, *Crepis Dioscoridis* n'aurait, à l'état adulte, que deux races seulement comme chez *Galtonia candicans*.

L'existence de noyaux asymétriques, en qui concerne les caractères dont nous nous occupons ici, a été signalé aussi par Bruun (1932) dans quelques espèces du genre *Primula : P. vulgaris, P. heterochroma, P. elatior* et *P. Waltonii*.

Quand nous avons étudié les préparations de cet individu de *N.*

reflexus, l'époque de la plus grande activité végétative des narcisses était déjà passée, et nous n'avons pas pu étudier d'autres plantes. Nous ne savons donc pas si, chez *N. reflexus,* il existe les trois races théoriquement attendues, ou deux seulement comme chez *Galtonia candicans*. Le problème est assez intéressant à cause de l'importance que M. Navachine prête à des altérations nucléaires de cette nature qui se traduisent par la perte, pour les chromosomes, de la masse chromatique.

N. reflexus présente une hétérostylie trimorphe, c'est à dire qu'il y a, dans cette espèce, des formes longistylées, médiostylées et brévistylées. Or, comme il existe, peut-être, un trimorphisme nucléaire chez les individus de cette espèce, il ne sera pas dépourvu d'intérêt de rechercher s'il y a quelque relation entre la constitution nucléaire et l'hétérostylie. Nous croyons ce problème assez important et, dans le but de travailler à sa solution, nous avons l'intention d'entreprendre un travail à ce sujet. L'exemplaire étudié est longistylé et appartient, comme nous l'avons vu, à la race asymétrique.

NARCISSUS BULBOCODIUM × N. REFLEXUS (FIGS. 27 ET 28, PL. VI)

Au mois d'Avril de 1931, au cours d'une excursion à la Serra do Gerez, où M. le Professeur Gonçalo Sampaio et le Dr. Ascenção Mendonça ont bien voulu nous accompagner, nous avons trouvé, auprès de la Ponte da Maceira, un narcisse que nous avons identifié comme étant un hybride de *N. bulbocodium* et de *N. reflexus,* d'après les caractères de la morphologie externe. Ces deux espèces y sont associées sur une grande étendue, mais, malgré cela, nous n'avons trouvé qu'un seul exemplaire hybride. Une exploration plus attentive nous eût peut-être permis d'en récolter un plus grand nombre. C'est la première fois qu'il est fait mention de cet hybride à l'état sauvage. *N. bulbocodium* × *N. reflexus* apparaît donc spontanément entre les progéniteurs et, au point de vue des caractères morphologiques externes, il présente un aspect intermédiaire entre les deux parents (figs. 27 et 28, Pl. VI), ce dont on peut se rendre compte par la description saivante :

Bulbe globuleux aux tuniques externes de couleur claire. Scape uniflore, cylindrique, de 25,3 cm., aux stries peu marquées. Deux feuilles pour le pédoncule floral, dressées, canaliculées sur la face supérieure, ayant, à peu près, la hauteur du scape. Spathe scarieuse

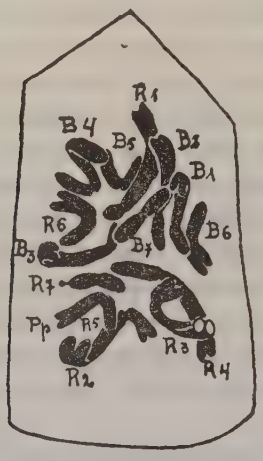
entourant le pédicelle, plus longue que cellui-ci et terminée en pointe. Pédicelle long de 2 cm., un peu courbé (le pédicelle de l'hybride étant dépourvu de la brusque courbure existant dans la partie supérieure du pédicelle de *N. reflexus;* la fleur se tient à peu-près horizontalement à cause de la courbure de l'ovaire). Fleur solitaire. Tube étroitement conique, légèrement courbé, de 16 mm. de long, de couleur verte dans la partie la plus étroite et jaune, strié de six bandes vert-jaunâtres, dans la partie la plus large. Couronne légèrement plus longue (16 mm.) que les divisions périgonéales, jaune pâle, à bord crénelé. Divisions périgonéales non réfléchies, étroites, de la même couleur que la couronne, un peu plus petites qu'elle, tordues et terminées en pointe. Étamines 6, incluses, trois petites, aux anthères placées un peu au-dessus de l'ouverture du tube et aux filets concrescents avec la base du tube sur une petite étendue ; et trois étamines plus longues aux filets concrescents avec le tube sur un peu moins de la moitié de leur longueur. Style atteignant juste l'ouverture de la couronne. Stigmate trilobé. Ovaire oblong, courbe, semblable à celui de *N. bulbocodium.*

Comme nous l'avons déjà dit, l'exemplaire est nettement l'intermédiaire des parents, ce que révèlent plusieurs caractères : couleur de la fleur, forme et grandeur de la couronne, forme et position des divisions périgonéales, étamines, dont l'un des verticilles a les caractères de *N. bulbocodium* et l'autre ceux de *N. reflexus,* etc. En ce qui concerne le pédicelle et l'ovaire on remarque la dominance de *N. bulbocodium.*

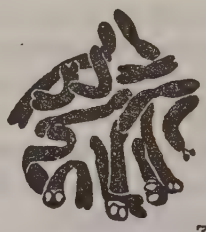
L'observation de quelques plaques équatoriales (figs. 34 et 35) nous a montré 14 chromosomes, ce à quoi nous devions nous attendre quisque les deux progéniteurs avaient ce même nombre comme nombre somatique.

Les chromosomes de *N. bulbocodium* sont, morphologiquement, assez semblables à ceux de *N. reflexus,* ce que l'on peut vérifier en comparant leurs formules chromosomiques. Cependant, la comparaison des plaques équatoriales de ces deux espèces montre que les chromosomes de *N. reflexus* sont plus grands que ceux de *N. bulbocodium.* Cela nous a permis d'essayer de distinguer, sur l'hybride, les chromosomes provenant de chacun des parents. Ainsi, dans la fig. 34, sept des chromosomes indiqués par R appartiennent, peut-être, à *N. reflexus* et les sept autres, indiqués par B, appartiennent, peut-être, à *N. bulbocodium.* Chez *N. reflexus* on trouve une paire de

chromosomes du type P p dont la branche P est assez longue. Ces chromosomes se distinguent bien de tous les chromosomes courts de *N. bulbocodium*. Chez l'hybride nous avons facilement mis en évidence l'apparition de l'un de ces chromosomes (fig. 34, P p). L'hy-



34



35

Figs. 34 et 35 — *Narcissus bulbocodium* × *N. reflexus*. Plaques équatoriales dans des cellules de la pointe végétative de la racine. Dans la fig. 34 les chromosomes appartenant à *N. reflexus* sont signalés par R et ceux appartenant à *N. bulbocodium* par B. Fix. Navachine (Bruun). × 2000.

bride *N. bulbocodium* × *N. reflexus* montre, une fois de plus, — ce qui a déjà été plusieurs fois signalé par de nombreux auteurs — que les chromosomes conservent, chez les hybrides, leur individualité et leurs caractères morphologiques.

Dans les plaques équatoriales nous ne sommes arrivés à mettre en évidence qu'un chromosome satellitifère. L'existence de chromosomes satellitifères chez *N. bulbocodium* n'est pas encore définitivement établie ; les résultats de nos recherches actuelles tendent à confirmer ce fait. Si cela est, l'hybride doit porter deux chromosomes satellitifères et non un seul. Il est possible que pendant nos recherches l'un des satellites soit passé inaperçu à l'observation, ce qui n'aurait rien d'étonnant à cause des difficultés, qui surviennent toujours, dans l'observation d'aussi petits corpuscules.

4 — NARCISSUS INCOMPARABILIS MILLER

Nous avons examiné un exemplaire, provenant du Jardim de Santa Cruz de Coimbra, que nous avons identifié comme appartenant à cette espèce, puisque ses caractères s'accordaient très bien avec la diagnose de Baker et les planches de Burbidge.

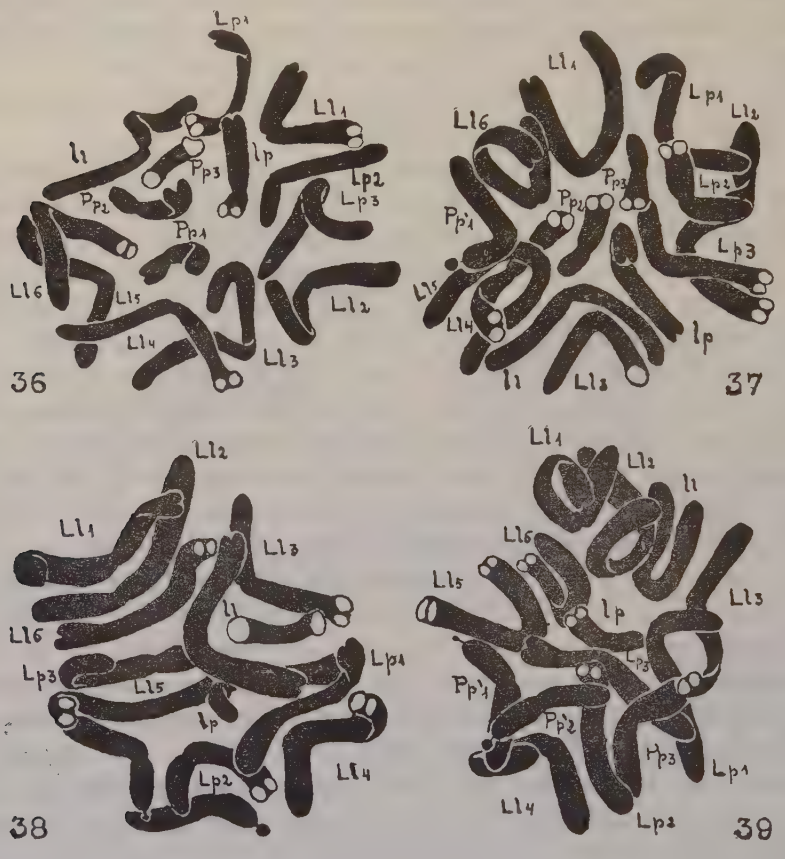
Les chromosomes somatiques de *N. incomparabilis* ont été étudiés par Heitz (1926) et par Nagao (1929 et 1933).

Heitz a compté, dans les anaphases des pointes végétatives de racine, 14 chromosomes ; il en fait la description suivante : *zum grossen Teil asymmetrische L l-und L k-Chromosomen, 1 K k-und 1 l_t-Chromosom.*

Nagao (1929 et 1933) a également trouvé, dans les pointes végétatives des racines des variétés «Nelson Major», «Gloria Mundi», «Sir Watkin» et «Aurantus», 14, 21, 21 et 21 chromosomes. L'étude des divisions de réduction a montré à l'auteur que, dans la variété diploïde «Nelson Major», il existait, dans les métaphases hétérotypiques, 7 bivalents, qui se séparaient normalement dans les anaphases, ce qui produisait des tétrades bien conformées pour la plupart. Dans la variété triploïde «Gloria Mundi», l'auteur a vérifié qu'il se forme sept trivalents dans la plupart des plaques.

Nous avons trouvé 14 chromosomes dans la plante étudiée, ce qui montre qu'elle est diploïde (figs. 36, 37, 38 et 39). L'étude de la morphologie de ces 14 chromosomes est très difficile, car ils sont presque tous très longs, ce qui rend les métaphases assez peu nettes. En tout cas, dans toutes les figures favorables, nous sommes arrivé à distinguer 11 chromosomes longs et 3 courts. Six de ces 11 chromosomes longs sont des chromosomes hétérobrachiaux du type L l ($L l_1 - L l_6$, figs. 36, 37, 38 et 39), dont quelques uns semblent parfois symétriques, 3 hétérobrachiaux du type L p ($L p_1 - L p_3$, figs. 36, 37, 38 et 39), 1 du type l_1 (l_1, figs. 36, 37, 38 et 39), et 1 du type l p (l p, figs. 36, 37, 38 et 39). Les trois chromosomes courts sont du type P p ($P p_1 - P p_3$, figs. 36, 37, 38 et 39), mais deux d'entre eux sont satellitifères, tandis que l'autre ne l'est pas. Les satellites ne sont pas, tous les deux, de la même grandeur : l'un est un corpuscule volumineux ayant à peu près $^1/_3$ du diamètre du chromosome, et l'autre se présente comme une petite dilatation de l'extrémité du filament. Cette asymétrie des satellites a la même nature que celle observée chez *N. reflexus*. Il s'agit donc d'une race asymétrique + —.

L'homologation des chromosomes en paires n'est pas possible ici, puisque non seulement il y a des nombres impairs de chromosomes longs et courts, mais encore, il n'y a pas parfaite correspondance



Figs. 36, 37, 38 et 39 — *Narcissus incomparabilis*. Plaques équatoriales dans les pointes végétatives des racines. Ll_1 — Ll_6, chromosomes Ll; Lp_1 — Lp_3, chromosomes Lp; lp, chromosomes lp; l_1, chromosome l_1; $P\,p_1$ — $P\,p_3$; chromosomes Pp. Remarquer que deux de ces derniers chromosomes sont satellitifères mais que les satellites diffèrent au point de vue de la grandeur. Fix. Navachine (Bruun). × 3000.

entre les chromosomes de même type. La même conclusion ressort de l'analyse de la figure de Heitz (1926). Ce fait prouve que la plante que nous avons étudiée est un hybride.

Fiori et G. Paoletti considèrent, dans leur «Flora Italiana», *N. incomparabilis* comme un hybride de *N. pseudonarcissus* et de *N. poë-*

ticus. G. Rouy considère aussi *N. incomparabilis* comme un hybride de culture produit par le croisement de la forme *major* de *N. pseudonarcissus* et de *N. poëticus* (*N. major* × *N. poëticus*).

En effet, l'analyse des plaques équatoriales nous permet de vérifier que la plante que nous avons étudiée a bien l'origine qui lui est attribuée par ces deux taxonomistes, c'est à dire qu'elle provient du croisement de *N. pseudonarcissus* et de *N. poëticus:* Nous savons déjà que la garniture chromosomique haploïde de *N. pseudonarcissus* est constituée par cinq chromosomes longs et deux courts du type P p, dont l'un d'eux est satellitifère. Malheureusement, nous n'avons pas encore pu étudier les chromosomes de *N. poëticus.* Néanmoins, l'analyse de la fig. 5, Pl. I, du travail de Stomps (1919) nous montre que la garniture chromosomique de cette espèce est constituée par 12 chromosomes plus longs, peut-être du type L l, et 2 courts, du type P p. Or, le croisement des gamètes de *N. pseudonarcissus* avec ceux de *N. poëticus* produirait des plantes ayant une garniture chromosomique formée de 11 chromosomes longs et 3 courts, semblable à celle que nous avons trouvée chez la plante que nous avons identifiée comme étant *N. incomparabilis.* Les observations de Nagao ne montrent pas que l'on puisse attribuer une origine hybride à *N. incomparabilis,* parce que, si cette espèce était le résultat du croisement de *N. pseudonarcissus* avec *N. poëticus,* on pourrait difficilement admettre que les plantes diploïdes et les triploïdes présentassent, dans les métephases des divisions de réduction, respectivement 7 bivalents et 7 trivalents.

Ascherson et Graebner remarquent que, tandis que plusieurs auteurs considèrent *N. incomparabilis* comme un hybride, Godron et Grenier, Baker et bien d'autres le considèrent comme une espèce distincte. En parlant de l'hybride *N. pseudonarcissus* × *N. poëticus,* Ascherson et Graebner disent que cet hybride ressemble beaucoup à *N. incomparabilis,* puisque dans les cultures il se confond aisément avec plusieurs des formes de ce dernier. Il est donc probable que l'espèce pure *N. incomparabilis* existe, et que la présence d'hybrides de *N. pseudonarcissus* × *N. poëticus,* très semblables morphologiquement aux formes de *N. incomparabilis,* a provoqué l'opinion des taxonomistes qui considèrent cette espèce comme un hybride.

S'il en est ainsi, se trouvent expliqués les résultats auxquels Nagao et nous-mêmes sommes arrivés: Nagao aurait observé des formes appartenant à l'espèce pure et nous, nous aurions examiné

un hybride de *N. pseudonarcissus* et *N. poëticus*. L'analogie existant dans ce cas entre les caractères morphologiques de *N. incomparabilis* et ceux de l'hybride de *N. pseudonarcissus* × *N. poëticus* n'est pas moins étrange et il serait intéressant de chercer l'explication d'un pareil phénomène.

5 — NARCISSUS ODORUS L.

Nous avons exposé (Fernandes, 1931 *a*, *b*) les résultats d'observations qui nous ont conduit à établir que le nombre somatique de chromosomes de cette espèce est de 10.

Fig. 40 — *Narcissus odorus* L. Plaque équatoriale dans une céllule du périblème de la pointe végétative de la racine. On y distingue 14 chromosomes dont deux du type Pp'. Fix. Navachine. (Bruun). × 3000.

Nagao (1933), étudiant des plaques équatoriales dans des pointes végétatives de racines, a trouvé 14 chromosomes, ce qui montre que le nombre que nous avions d'abord déterminé n'est pas juste. Avant la publication du travail de Nagao nous avions déjà pensé — à cause des caractères morphologiques de *N. odorus* et de l'opinion de plusieurs taxonomistes qui considèrent cette espèce comme un hybride de *N. pseudonarcissus* et de *N. jonquilla* — qu'en effet, nos premières numérations n'avaient pas été faites exactement. Pour rectifier le nombre établi, nous avons étudié de nouveau les plantes observées au commencement de nos recherches sur les narcisses.

Les numérations faites, sur des plaques équatoriales des pointes végétatives des racines, nous montrent que le nombre de chromo-

somes de *N. odorus* est de 14 (fig. 40) et non de 10 comme nous l'avions d'abord établi, ce qui est parfaitement en accord avec les résultats obtenus par Nagao (1933). Parmi les 14 chromosomes, nous avons remarqué l'apparition de deux satellitifères, fait qui n'a pas été mis en évidence par Nagao.

D'après Herbet (cité par Ascherson et Graebner) cette espèce proviendrait du croisement de *N. pseudonarcissus* avec *N. jonquilla*. Rouy, Fiori, Paoletti et bien d'autres taxonomistes partagent cette opinion.

Les résultats obtenus par Nagao et ceux que nous avons obtenus nous-même, au sujet du nombre de chromosomes, s'accordent, comme Nagao le fait remarquer, avec l'opinion de ces taxonomistes, puisque le nombre fondamental est 7, aussi bien chez *N. pseudonarcissus* que chez *N. jonquilla*.

CHAPITRE IV

L'hétéroploïdie de « N. tazetta » L. et les chromosomes de « N. biflorus » Curt. et de « N. intermedius » Lois.

1 — NARCISSUS TAZETTA L.

L'espèce *N. tazetta* L. est, sans doute, la plus polymorphe du genre, si on la considère dans l'acception que Baker lui donne. Pour permettre de se faire une idée de son polymorphisme il suffit de dire que Haworth y a distingué 46 formes, Parlatore 26 et Jordan et Fourreau 14, celles-ci étant, par ces auteurs, élevées à la catégorie d'espèces. Baker réunit toutes ces formes dans l'espèce *N. tazetta* L., et il y distingue 14 sous-espèces.

Ascherson et Graebner trouvent extrêmement difficile de délimiter les espèces dans ce groupe; ils en comptent 6, divisées, à leur tour, en sous-espèces et celles-ci en plusieurs variétés. Il faut encore ajouter au polymorphisme que l'on remarque dans l'état sauvage la multitude de formes obtenues en culture et croissant dans les jardins, ce qui complique encore plus l'étude systématique de ce groupe.

Il ressort, de ce que nous venons d'exposer, que, chez *N. tazetta*, plusieurs formes se sont créées en partant de l'espèce originelle; quelques-unes de ces formes sont considérées, par certains auteurs,

comme des espèces distinctes. L'étude caryologique comparative d'individus appartenant à la même variété ou à des variétés différentes nous fournira peut-être quelques indications sur les processus qui ont agi et qui agissent encore sur le cours de l'évolution de *N. tazetta;* c'est pourquoi nous avons décidé d'étudier, du point de vue de la caryologie comparative, quelques plantes de nos cultures.

Les résultats que nous avons obtenus ne peuvent être considérés que comme une introduction à l'étude de ce problème puisque nous n'avons examiné que trois variétés et, dans celles-ci, qu'un nombre extrêmement petit d'individus. Pour mieux éclaircir la question, il faudra étudier le plus grand nombre possible de variétés et tout particulièrement, celles que les taxonomistes considèrent comme des espèces distinctes. Plus tard, ayant rassemblé devantage de matériaux, nous essayerons de reprendre ce problème et de l'étudier d'une manière plus approfondie.

L'étude caryologique de *N. tazetta* a été faite par Seijin Nagao (1929, 1930 *a*, 1930 *b* et 1933). Cet auteur a travaillé sur plusieurs variétés, des formes horticoles surtout, dont il a étudié non seulement les chromosomes somatiques des pointes végétatives des racines, mais aussi les divisions de réduction dans les cellules mères des grains du pollen. Les résultats de ses recherches sont réunis dans le Tableau IV (1).

L'étude des divisions de réduction, dans les cellules mères des grains de pollen des variétés indiquées, a permis à l'auteur de vérifier que:

a) Dans les variétés diploïdes «Franklin» et «L_{20}», il existe 10 chromosomes bivalents dans les métaphases hétérotypiques: 6 allongés et épais et 4 plus petits arrondis. Dans la variété «B_{20}», il y a aussi 10 bivalents, mais au lieu des 6 plus grands et des 4 petits, comme chez «Franklin» et «L_{20}», il y a 5 grands et 5 petits.

(1) Baker ramène les variétes de *N. tazetta* à trois séries: *Bicolores, Albae* et *Luteae.* Nagao indique, dans ce tableau, les variétés par la première lettre du nom de la série à laquelle elles appartiennent; elles portent, comme indice, le nombre somatique de chromosomes dont elles sont pourvues. Ainsi, «L_{20}» indique une variété de la série *Luteae*, ayant 20 chromosomes somatiques; «B_{31}» indique une variété appartenant à la série *Bicolores*, pourvue de 31 chromosomes, etc. Les nombres de chromosomes qui apparaissent avec d'autres moins fréquents et ceux qui sont théoriquement attendus sont signalés par deux astérisques.

TABLEAU IV

	n	2 n
Narcissus tazetta		
«Franklin»	10	20 Nagao (1930)
«L_{20}»	10	20 » (1933)
«B_{20}»	10	20 » (1929, 1930)
«B_{21}»	$10_{II} + 1_{I}$	21 » (1930, 1933)
«A_{22}» (Paper White ?)	11	22 » (1929, 30, 1933)
«Yellow Prince»	10_{III}	30 » (1930, 1933)
«Chinese Sacred Lily»	7 — 14	30 » (1930, 1933)
«Soleil d'Or»		30 » (1930, 1933)
«Wild growing form»		30 » (1933)
«B_{31}»	$10_{II} + 11_{I}$	31 » (1930, 1933)
«Luna»	$10_{II} + 6_{II}$**	32 » (1929, 30, 1933)
«A variety (albæ type)»	$10_{II} + 7_{II}$**	34 Stow (1933)
»	»	34 Nagao (1933)

Les divisions de réduction ont lieu normalement dans ces trois variétés et, par suite, les tétrades qui en résultent ont une constitution normale.

b) Dans la variété triploïde «Yellow Prince» ($2n = 30$), les chromosomes forment assez souvent des trivalents; c'est pourquoi de nombreuses plaques équatoriales à 10 trivalents apparaissent. Outre les plaques de ce type, on en trouve d'autres pourvues de 11, 12 et 13 éléments chromosomiques. Cela veut dire que, très souvent, la formation des trivalents ne réussit pas et que, dans ces métaphases, d'autres éléments de moindre valence (bivalents et univalents) se produisent ensemble avec des trivalents. Dans la migration vers les pôles un ou deux univalents restent en arrière des autres

chromosomes et se clivent longitudinalement; après quoi, les moitiés émigrent vers leurs pôles respectifs. Dans la variété « Chinese Sacred Lily », triploïde aussi, l'auteur remarque que le comportement chromosomique s'écarte de celui de «Yellow Prince». Ainsi, le nombre d'éléments chromosomiques, dans les métaphases hétérotypiques, varie de 7 à 14. L'existence d'un nombre de groupes chromosomiques inférieur à 10 montre qu'il se forme, dans cette variété, quelques associations de chromosomes dont la valence est supérieure à trois. En effet, l'auteur a pu s'assurer, d'après l'examen de quelques métaphases, que dans une plaque à 8 éléments chromosomiques il y en avait un qui était probablement pentavalent; dans une autre plaque à 10 éléments il a vérifié aussi l'apparition d'un élément très gros, dont il n'a pu déterminer la valence (multivalent). Les éléments dont la valence est supérieure à trois apparissent non seulement quand le nombre d'éléments chromosomiques est inférieur à 10 mais encore quand il est supérieur à ce nombre. L'auteur croit que la constitution primitive de cette variété a dû être semblable à celle de la variété «Yellow Prince» et que l'on pourra peut-être attribuer le comportement observé à une association secondaire, qui, ayant lieu parmi les éléments originaires, a provoqué l'apparition d'éléments dont la valence est supérieure à trois. Quelquefois les anaphases ont lieu normalement, le même nombre de chromosomes apparaissant aux deux pôles; la plupart des fois, cependant, on remarque plusieurs irrégularités dans les anaphases de la première et de la deuxième division, ce qui produit l'apparition de tétrades normales, de tétrades anormales, de dyades et de tryades, toutes à la fois.

c) Dans la variété aneuploïde «B_{21}» il y a 10 chromosomes bivalents et un univalent. Ce dernier peut se disposer dans la plaque équatoriale avec les autres chromosomes, ou bien il peut se disposer dans le fuseau achromatique séparé des autres chromosomes. La disjonction a lieu normalement, sauf en ce qui concerne le chromosome univalent, car celui-ci peut atteindre les pôles avant les autres chromosomes. Par suite du comportement de l'extra-chromosome quelques métaphases de la division homéotypique portent 10 chromosomes et d'autres en portent 11. Dans le cytoplasme des grains du pollen on remarque des granulations extrêmement colorées; Nagao croit que ces granulations ne correspondent ni à des chromosomes sortis du noyau, ni à des chromosomes qui dans la télophase n'au-

raient pas atteint les pôles, puisque la distribuition des chromosomes a lieu très régulièrement, aussi bien dans la division hétérotypique que dans l'homéotypique.

d) Dans la variété « A_{22} » plusieurs cellules présentent, dans la diacinèse et dans la métaphase de la division hétérotypique, 11 chromosomes bivalents, dont 4 sont plus grands et 7 plus petits. Cependant, dans plusieurs cellules, deux des bivants plus petits se fondent ensemble et ils engendrent ainsi un tétravalent de la taille des bivalents les plus grands. De cette façon, dix éléments chromosomiques apparaissent dans ces cellules, dont 5 plus grands et 5 plus petits. L'auteur croit, d'après ces résultats, que le nombre 11 a pris naissance, à partir du nombre 10, par fragmentation de l'un des plus grands chromosomes. Le nombre dérivé (22) se maintient dans les cellules somatiques mais il est susceptible de retourner au nombre primitif dans les cellules mères des grains du pollen. Les divisions, sauf de petites anomalies, ont lieu régulièrement et le plus souvent il se forme des grains de pollen à 11 chromosomes.

e) La variété « B_{34} » présente 10 chromosomes bivalents, dont 6 plus grands et 4 plus petits (le même rapport se trouve dans la variété « Franklin »), et 11 univalents. Ces données portent l'auteur à considerer cette plante comme un hybride, et à la croire issue du croisement d'un gamète diploïde de la variété « Franklin », ou d'une autre variété semblable, avec un gamète haploïde de la variété « A_{22} ». Dans les divisions, on remarque plusieurs anomalies, ce qui n'a rien d'étonnant, vu la constitution de la plante.

f) Dans la variété « Luna » ($2n = 32$) les divisions meïotiques sont très irrégulières. Dans les métaphases hétérotypiques le nombre d'éléments chromosomiques varie de 16 à 20, le nombre 16 étant, cependant, le plus fréquent. L'auteur considère cette plante comme hybride et il croit, à cause de son comportement chromosomique, qu'elle peut être issue du croisement d'un gamète diploïde de *N. tazetta* avec un gamète également diploïde, et appartenant à l'une des espèces à 12 chromosomes ($20 + 12 = 32$).

Ces observations permettent à l'auteur d'arriver aux conclusions suivantes :

1) Le nombre fondamental de *N. tazetta* est 10, puisque les chromosomes haploïdes correspondent à un seul génome.

2) Les formes à 20 et 30 chromosomes sont, respectivement, diploïdes et triploïdes.

3) Outre les formes euploïdes, il existe aussi des formes aneuploïdes (hétéroploïdes dans la terminologie de l'auteur) à 21, 22, 31 et 32 chromosomes.

4) Les formes à 21 et 22 chromosomes sont hyperdiploïdes. Dans ces dernières, le nombre gamètique 11 est issu du nombre 10, par la fragmentation d'un chromosome plus grand qui a produit deux petits chromosomes.

5) Les nombres 31 et 32 ont probablement pris naissance par hybridation.

Les recherches de Nagao montrent, donc, que les processus qui ont agi et qui agissent encore sur l'évolution de *N. tazetta* sont la polyploïdie, la fragmentation de chromosomes et l'hybridation. La fragmentation a été mise en évidence dans la variété « A_{22} » et a été suggérée par le comportement des chromosomes pendant les divisions de réduction des cellules mères des grains du pollen.

Si, en effet, les nombres de chromosomes aneuploïdes proviennent de la fragmentation de certains chromosomes, l'étude comparative des garnitures somatiques pourra, non seulement mettre en évidence ce même phénomène, mais nous indiquer aussi quels chromosomes ont subi une fragmentation, et la façon dont se comportent ces fragments. Ces études auraient pu, par une autre voie, nous conduire à contrôler l'apparition du même phénomème dans notre matériel, ce qui n'aurait pas été dépourvu d'intérêt, puisque celui-ci provient, en partie, de l'état sauvage. Cela nous aurait permis de vérifier si les mêmes processus, que Nagao a trouvés dans les formes horticoles, ont également lieu à l'état sauvage. Outre les exemplaires récoltés dans leurs stations naturelles, nous avons étudié aussi des formes cultivées provenant des jardins. Nous exposons, ci-dessous, les résultats de nos observations en indiquant les localités où les plantes ont été récoltées et leurs caractères morphologiques.

a) N. TAZETTA — ALMALAGUEZ

Cette plante, qui provient d'un jardin de Almalaguez, est une forme à fleur double, fréquemment cultivée dans les jardins. Les exemplaires sont très vigoureux dans toutes leurs parties et les fleurs, très grandes, sont blanches et jaunes. Ces plantes doivent, donc, être classées dans la série I, *Tazettinae Bicolores,* de Baker.

Dans les plaques équatoriales des pointes végétatives de racine

nous avons compté 21 chromosomes aux caractères morphologiques suivants (figs. 41, 42 et 43):

1) Quatre chromosomes très longs du type L., pourvus de deux constrictions: l'une subterminale (T), qui sépare, à l'extrémité, une grosse tête, et l'autre, à peu près médiane (M), moins prononcée que la première. Celli-ci apparait avec une grande constance; avec

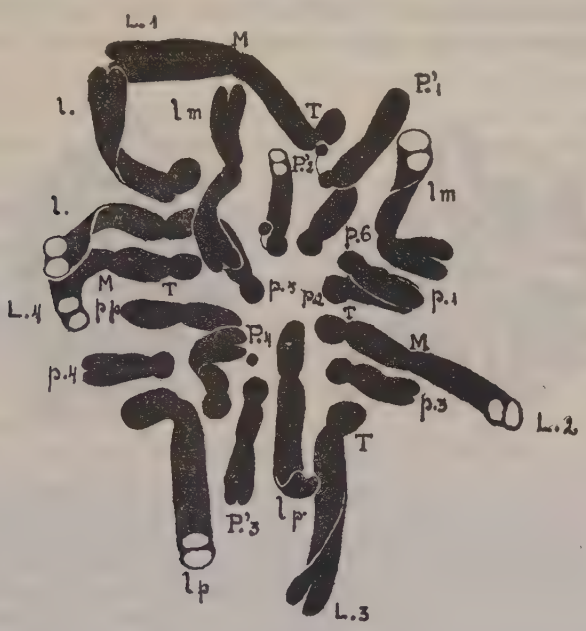


Fig. 41 — *Narcissus tazetta* L. de Almalaguez. Plaque équatoriale dans une cellule de la pointe végétative de la racine; 21 chromosomes indiqués par les symboles respectifs. Remarquer qu'il n'existe qu'un seul chromosome du type pp et 6 du type p.. Explication dans le texte. Fix. Navachine (Bruun). × 3200.

attention, on peut l'observer chez les quatre chromosomes de la même figure. La constriction sub-terminale correspond au « point d'insertion des fibrilles du fuseau », cela veut dire qu'elle correspond au centre d'attraction; les faits suivants vont confirmer ce que nous venons de dire:

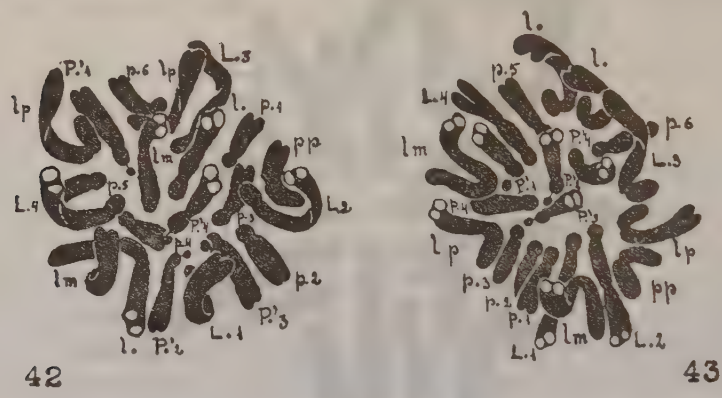
a) Dans les métaphases, les chromosomes se présentent droits, la tête tournée vers le milieu des plaques;

b) Dans les anaphases, ces chromosomes ne prennent pas la forme d'un V; ils émigrent vers les pôles, les têtes terminales en avant.

Ces faits démontrent que la constriction sub-terminale est cinétique ou primaire, et que la constriction moyenne est acinétique ou secondaire.

Les chromosomes que nous décrivons ici (L.1-L.4, figs. 41, 42 et 43) sont caractéristiques, semble-t-il, de *N. tazetta*, puisque nous ne les avons jamais observés dans aucune autre espèce du genre;

2) Deux chromosomes hétérobrachiaux l m. La branche longue de ces chromosomes est moins longue que celle des chromosomes



Figs. 42 et 43 — *Narcissus tazetta* de Almalaguez. Plaques équatoriales dans la pointe végétative de la racine. Dans la fig. 42, outre les trois chromosomes satellitifères, on en remarque un autre, aux mêmes caractères morphologiques, pourvu d'un filament très mince, qui vient de la tête du chromosome et passe sous un chromosome du type p.. Celui-ci cache, certainement, le satellite qu'on aurait dû voir à l'extrémité du filament. Dans quelques chromosomes du type L. on n'a pas observé la constriction secondaire. Fix. Navachine (Bruun). × 2000.

du type L.; voilà pourquoi nous les nommons l m, quoiqu'ils correspondent, par la longueur de leur branche longue, aux chromosomes L m des autres espèces (l m, figs. 41, 42 et 43);

3) Deux chromosomes hétérobrachiaux du type l p (l p, figs. 41, 42 et 43);

4) Une paire de chromosomes l. (l., figs. 41, 42 et 43);

5) Quatre chromosomes céphalobrachiaux, plus petits que ceux du type antérieur et pourvus de satellites reliés, par de minces filaments, aux têtes des chromosomes. Les satellites ont l'aspect de corpuscules sphériques et ont tous les mêmes dimensions et le même aspect. Nous ne sommes jamais arrivé à voir distinctement les quatre satellites sur la même figure. Mais sur plusieurs figures, nous en avons trouvé trois. Il est extrêmement difficile d'observer

les satellites; d'abord, à cause de l'exiguité de leurs dimensions; puis, parce qu'ils peuvent se trouver cachés par les chromosomes et aussi parce que, souvent, ils ne sont pas respectés par le fixateur. Chez les plantes pourvues de quatre satellites, ce n'est que dans des figures très exceptionnelles et très rares qu'on pourra les observer tous. Nous sommes donc convaincu que nous n'avons pas observé un des satellites pour l'un ou l'autre des raisons mentionnées ci-dessus mais qu'ils existent tous les quatre. Pour appuyer ce point de vue, un autre chromosome apparaît qui ne diffère des chromosomes satellitiféres qu'en ce qu'il n'est pas pourvu de satellite. D'ailleurs, nous sommes arrivé à voir distinctement, dans une métaphase, trois chromosomes satellitifères et un filament à l'extrémité du quatrième chromosome du même type. Ce filament s'étendait jusqu'au dessous d'un chromosome qui devait cacher le satellite. De ces faits, nous croyons pouvoir conclure que, chez le narcisse de Almalaguez, il y a quatre chromosomes satellitifères P.′ au lieu de trois. Ces chromosomes sont représentés par le symbole P. car ils sont plus petits que ceux représentés par le symbole l. (P.′ et P., figs. 41, 42 et 43);

6) Un chromosome isobrachial pp (pp, figs. 41, 42 et 43);

7) Six chromosomes céphalobrachiaux p. (p.$_1$-p.$_6$, figs. 41, 42 et 43).

On peut donc écrire ainsi la formule chromosomique du narcisse de Almalaguez:

$$2n = 4\ L. + 2\ lm + 2\ lp + 2\ l. + 4\ P.' + 1\ pp + 6\ p.$$

Comme on le voit, cette variété de *N. tazetta* est hyperdiploïde puisqu'elle possède 21 chromosomes au lieu de 20. L'analyse des plaques équatoriales nous fait croire que cette forme, à 21 chromosomes, a été engendrée à partir d'une forme à 20 chromosomes par fragmentation d'un chromosome. Ainsi, dans les métaphases, on trouve un seul chromosome isobrachial p p, tandis que son partenaire manque. Si nous admettons que le chromosome qui manque s'est fragmenté à la hauteur de la constriction cinétique engendrant ainsi deux fragments correspondant à ses branches, et que ces fragments ont acquis des constrictions cinétiques sub-términales, ce qui les aurait transformés en chromosomes du type p., le mécanisme de l'apparition des 21 chromosomes trouve une explication immédiate.

S'il en est ainsi, deux des chromosomes du type p., parmi les 6 existants, correspondront aux deux branches du chromosome homologue du seul chromosome p p qui apparaît.

Si le nombre 21 a été produit suivant le processus que nous avons suggéré, ces plantes, hyperdiploïdes d'après leur nombre, peuvent être diploïdes dans leur constitution génétique, puisque, malgré l'accroissement du nombre de chromosomes, le nombre de gènes peut s'être maintenu constant.

Nagao (1933), comme nous l'avons vu, a examiné une forme à 21 chromosomes. L'auteur la considère comme hyperdiploïde mais ne dit rien sur la façon dont elle aurait pris naissance. Nous ignorons donc, si cette forme est trisomique, ou si le nombre 21 a été produit par fragmentation. D'ailleurs, il est probable qu'elle a l'origine que nous avons signalée ici pour le narcisse de Almalaguez.

b) NARCISSUS TAZETTA L. var. PANIZZIANUS (PARL.)

Parlatore a considéré cette variété comme une espèce distincte. Ascherson et Graebner la considèrent comme sous-espèce de *N. papyraceus* et Baker comme sous espèce de *N. tazetta*. Cette variété appartient à la série II, *Tazettinae albae*, de Baker, parce que les fleurs ont la couronne ainsi que les divisions périgonéales blanches.

La variété *Panizzianus* est très fréquente dans notre pays; d'après Gonçalo Sampaio, elle se trouve au sud du bassin du fleuve Mondego. Les plantes utilisées dans cette étude ont été récoltées aux environs de Faro, en l'Algarve. Nous en avons étudié 4 individus que nous désignons par A, B, C et D.

Individus A et B. — Dans les plaques équatoriales des pointes végétatives des racines nous avons compté 22 chromosomes (figs. 44, 45, 46 et 47). Ce nombre est donc le même que celui trouvé par Nagao dans une autre variété (« A_{22} », Paper White?) de la série *Tazettinae albae* aussi. Ces 22 chromosomes correspondent à la description suivante (figs. 44, 45, 46 et 47):

1) Quatre chromosomes céphalobrachiaux L. ($L._1$-$L._4$) en tout pareils à ceux qui existent chez le narcisse de Almalaguez. Dans quelques figures, les constrictions acinétiques n'ont pas été observées; dans d'autres, cependant, elles ont été mises en évidence,

comme on peut le vérifier en observant la fig. 48, où l'un de ces chromosomes a été dessiné isolément ;

2) Deux chromosomes du type l m, semblables aussi à ceux trouvés dans la forme d'Almalaguez (l m) ;

3) Quatre chromosomes l. ayant la branche longue plus courte que la branche l du chromosome l m ($l._1 - l._4$) ; deux de ces chromosomes sont moins longs que les deux autres ;

4) Deux chromosomes céphalobrachiaux satellitifères avec les satellites reliés par des filaments très minces aux têtes des chromosomes. Les satellites sont petits tous les deux, et ont le même aspect. Ces individus appartiennent donc à une race de constitution symétrique — — . Dans quelques métaphases (fig. 44) nous n'avons ob-

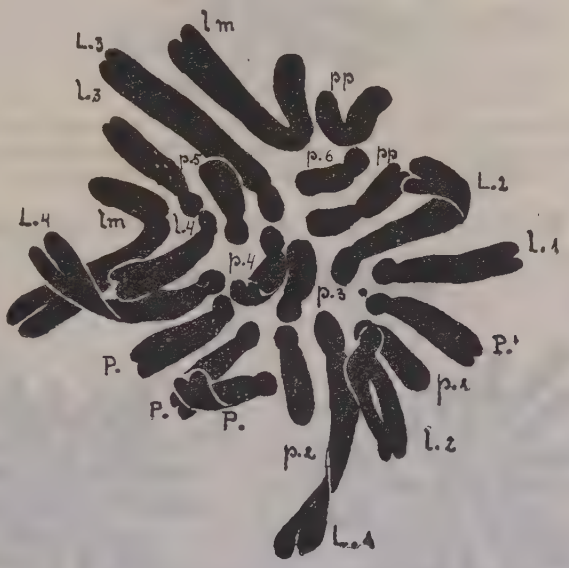


Fig. 44 — *Narcissus tazetta* L. var. *Panizzianus* (Parl.). Individu A. Plaque équatoriale, où il y a 22 chromosomes ; ceux-ci sont indiqués par leurs symboles. On voit un satellite. Explication dans le texte. Fix. Navachine (Bruun). × 3000.

servé qu'un satellite ; néanmoins, dans bien d'autres nous avons constaté l'existence de deux (figs. 45, 46 et 47). Ces chromosomes sont pareils aux chromosomes satellitifères du narcisse d'Almalaguez et sont représentés ici par le même symbole P.' ;

5) Deux chromosomes pareils à ceux mentionnés ci-dessus sauf qu'ils ne sont pas satellitifères, ce qui les fait appartenir au type P.

Comme nous l'avons déjà vu, il est très vraisemblable que, dans

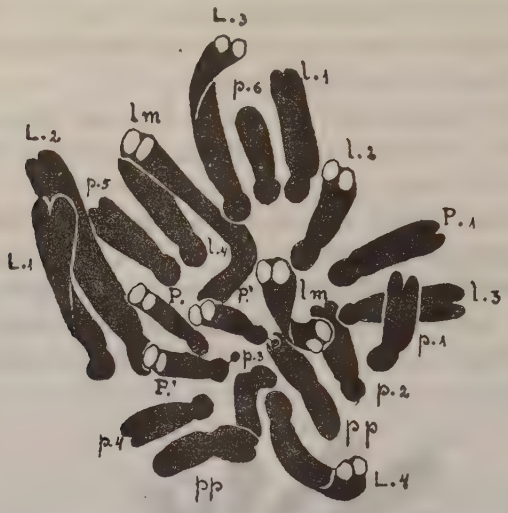
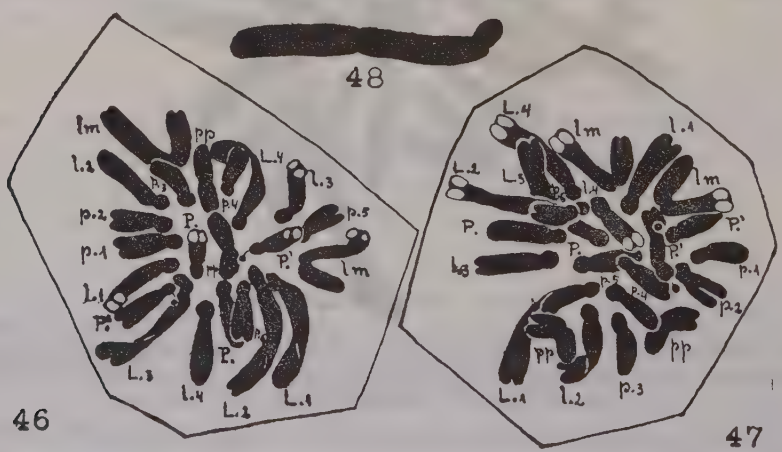


Fig. 45 — *Narcissus tazetta* L. var. *Panizzianus* (Parl.). Individu B. Plaque équatoriale dans une cellule de la pointe végétative de la racine. Remarquer les deux chromosomes satellitifères Explication dans le texte. Fix. Navachine (Bruun). × 3000.

la forme à 22 chromosomes, il y en ait quatre du type P.'. Nous



Figs. 46 et 47 — *Narcissus tazetta* L. var. *Panizzianus* (Parl.). Individu A. Plaques équatoriales dans la pointe végétative de la racine; les chromosomes sont indiqués par leurs symboles. Remarquer l'existence de deux chromosomes satellitifères petits et pareils. Navachine (Bruun). × 2000.

Fig. 48 — La même plante. Chromosome anaphasique du type L.; on y voit nettement la constriction primaire et la constriction secondaire. × 3000.

aurions donc pu nous attendre à trouver ici le même nombre. Néan-

moins, quoique nous ayons examiné plusieurs plaques équatoriales, dont quelques unes obtenues avec du matériel très bien fixé, nous ne sommes jamais arrivé à voir plus de deux satellites. Il y en avait peut-être quatre mais nous n'en avons vu que deux.

6) Deux chromosomes isobrachiaux p p ;

7) Six chromosomes céphalobrachiaux du type p. ($p._1 - p._6$).

Individus C et D. — Ces plantes diffèrent de celles que nous avons décrites plus haut en ce que les satellites y ont une grandeur et un

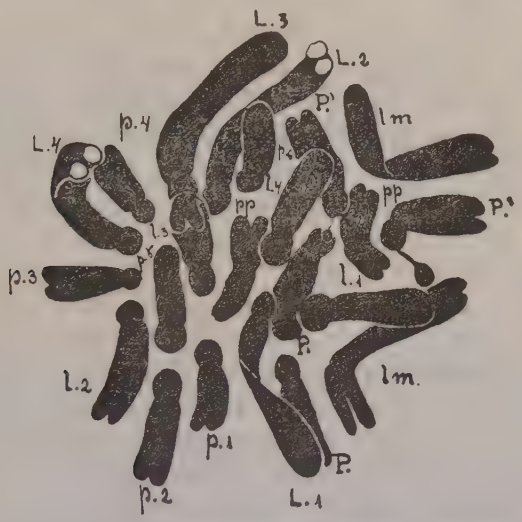


Fig. 49 — *Narcissus tazetta* L. var. *Panizzianus* (Parl.). Individu C. Plaques équatoriale dans la pointe végétative de la racine. Les chromosomes sont indiqués par leurs symboles. Remarquer l'existence de deux chromosomes satellitifères et observer la grande différence de grandeur qu'il y a entre les satellites. Explication dans le texte. Fix. Navachine (Bruun). × 3000.

aspect différents : l'un deux est un corpuscule petit, pas plus grand que ceux trouvés chez les individus de la race symétrique, relié par un mince filament à la tête du chromosome ; l'autre est très gros (il a le double ou le triple de la masse chromatique du premier) et il est relié à la tête du chromosome par un filament assez gros (fig. 49). Ces individus sont donc asymétriquement constitués : + —.

D'accord avec la description que nous avons faite, la constitution chromosomique de *N. tazetta* var. *Panizzianus* peut être représentée par la formule suivante :

$$2n = 4L. + 2lm + 4l. + 2P.' + 2P. + 2pp + 6p.$$

L'étude comparative des plaques équatoriales de la variété *Panizzianus* avec celles du narcisse d'Almalaguez nous porte à croire que les formes à 22 chromosomes ont été engendrées, à partir de celles à 20 chromosomes, par le même processus que celui des formes à 21, c'est-à-dire par fragmentation. Cependant, tandis que dans la genèse des formes à 21 chromosomes, un seul chromosome a subi la fragmentation, dans la genèse des formes à 22 ce phénomène a affecté les deux chromosomes homologues. Ce ne sont pas les mêmes chromosomes qui se sont fragmentés dans les deux cas ; puisque, tandis que dans la forme à 21 l'un des chromosomes p p a disparu pour faire place à deux du type p., dans la variété à 22, au contraire, ces deux chromosomes n'ont subi aucune altération. Ce sont d'autres chromosomes qui ont subi cette fragmentation; du moins peut-on l'inférer de l'exposé suivant: Chez les plantes d'Almalaguez, on trouve deux chromosomes du type l p à la branche courte assez développée ; dans la variété *Panizzianus* on ne trouve pas ces chromosomes ; mais on en trouve deux du type l., à la branche longue plus petite que la même branche des chromosomes l p du narcisse d'Almalaguez. Cela veut dire que les deux chromosomes l p se sont fragmentés, et que chacun d'eux a donné naissance à deux segments plus grands et à deux autres plus petits. En développant de nouveaux centres d'attraction sub-terminaux, ces quatre fragments se sont transformés en chromosomes céphalobrachiaux (2 l. et 2 p.). Ainsi, puisque la forme d'Almalaguez et la variété *Panizzianus* ont le même nombre de chromosomes du type p. (6), quatre d'entre eux seulement sont homologues et doivent correspondre à ceux des formes à 20. Les deux autres dérivent d'un chromosome p p dans la forme à 21, et dans la forme à 22 des deux chromosomes l p.

Quoique le nombre de chromosomes soit différent dans les formes à 21 et 22 chromosomes, leur équipement génétique aurait pû être pareil, puisque l'augmentation du nombre de chromosomes peut n'avoir pas provoqué une augmentation de la quantité de gènes.

En montrant que la variété *Panizzianus* à 22 chromosomes peut avoir pris naissance à partir d'une forme à 20 par fragmentation de deux grands chromosomes, nos observations s'accordent avec celles de Nagao, qui, comme nous l'avons déjà vu, a mis en évidence, par l'étude des divisions de réduction, le même processus de dérivation de ces mêmes formes.

Chez *N. tazetta* var. *Panizzianus,* ainsi que chez *N. reflexus,* on

trouve des races qui diffèrent entre elles par la taille des satellites. Ainsi, sur quatre individus étudiés, nous en avons trouvé deux de la race symétrique — — et deux autres de la race asymétrique + —. S. Navachine a trouvé, chez *Galtonia candicans*, une race symétrique à deux grands satellites et une race asymétrique avec un satellite grand et l'autre petit. L'auteur n'a pas constaté l'existence de races symétriques à deux petits satellites ; de là, il a conclu que ces races sont peut-être incapables de vivre. M. Navachine (1926) a trouvé, chez *Crepis Dioscoridis*, les trois races attendues : symétrique, pourvue de petits satellites ; symétrique, pourvue de grands satellites ; asymétrique, pourvue d'un grand satellite et d'un autre petit. D'après les conclusions de S. Navachine, l'auteur croit que la race symétrique, pourvue de petits satellites, a été trouvée parce que les observations n'ont porté que sur de jeunes plantes à l'état de germination. Il peut arriver que ces plantes meurent pendant les premières phases de leur développement pense-t-il ; ce serait la raison pour quoi, parmi les formes adultes, on ne trouve que les deux races que S. Navachine a trouvées chez *Galtonia*. Nos observations montrent que, contrairement à ce que pensent S. Navachine et M. Navachine, les formes symétriques à deux petits satellites sont viables chez les narcisses et qu'elles atteignent l'état adulte comme les races asymétriques + —.

Nous n'avons pas trouvé les races symétriques de constitution + +. Ce fait aurait pu nous porter à penser que chez *N. tazetta* ce sont ces races qui sont dépourvues de la capacité de vivre. Cependant, le nombre d'individus extrêmement petit que nous avons étudié ne nous permet pas de conclure ainsi. Il est très probable que ces races existent, puisque chez *Galtonia candicans* on a observé, à l'état adulte, les races + + et + — et que chez *N. tazetta* nous avons trouvé, à l'état adulte aussi, une race — —; il faut peut-être penser que ces trois races ont toutes la possibilité de vivre.

Pour compléter cette étude, il sera nécessaire d'observer un très grand nombre d'individus, afin de vérifier si toutes les races attendues existent.

c) NARCISSUS TAZETTA—CLÔTURE DU COUVENT DE MAFRA

Cette plante, que nous avons récoltée après sa fructification, n'a pas fleuri cette année dans nos cultures. Nous ignorons donc la place qu'elle tiendra dans les trois séries de Baker.

Le fixateur que nous avons employé, Navachine non modifié, ne nous a pas donné de bons résultats ; de là, le très petit nombre de figures de mitose en bonnes conditions que nous avons trouvées. L'analyse de quelques unes de ces figures nous a montré qu'il y a 22 chromosomes (fig. 50) aux mêmes caractères morphologiques que

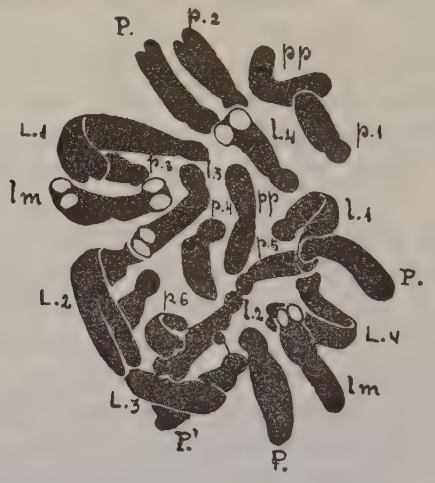


Fig. 50 — *Narcissus tazetta* L. de la Clôture du Couvent de Mafra. Plaque équatoriale dans la pointe végétative de la racine. 22 chromosomes indiqués par leurs symboles respectifs. On ne voit qu'un seul chromosome satellitifère, ce que nous attribuons à l'imperfection de la fixation. Fix. Navachine non modifié. × 3000.

nous avons déjà décrits pour la variété *Panizzianus*. Nous ne sommes arrivé à observer qu'un satellite, ce que nous attribuons à l'imperfection de la fixation.

d) NARCISSUS TAZETTA — JARDIN DE LA QUINTA DAS VARANDAS — COIMBRA

La plante étudiée était une forme horticole, à fleur double, plus vigoureuse que les autres exemplaires que nous avons déjà examinés. Nous avons compté 30 chromosomes (fig. 51) dans les plaques équatoriales des pointes végétatives de la racine. Cette plante a donc un nombre de chromosomes égal à ceux des variétés «Yellow Prince», «Chinese Sacred Lily», «Soleil d'Or» et Wild growing form» étudiées par Nagao. L'étude morphologique des 30 chromosomes a présenté de grandes difficultés ; voilà pourquoi nous nous sommes borné à signaler l'existence des mêmes types de chromosomes dé-

crits dans les variétés à 21 et 22. Le nombre de chromosomes de chaque type n'a pas été déterminé. On y trouve deux chromosomes satellitifères qui ont été observés dans quelques métaphases. Dans la figure que nous présentons ici on n'en voyait aucun.

Fig. 51 — *Narcissus tazetta* L. de la Quinta das Varandas (Coimbra). Plaque équatoriale dans une cellule de la pointe végétative de la racine. 30 chromosomes. Fix. Navachine (Bruun). × 2000.

ÉTUDE CRITIQUE DES OBSERVATIONS SUR NARCISSUS TAZETTA L.

Nous allons examiner séparément les deux problèmes suivants :
1.° — La question du nombre fondamental ;
2.° — Les variations chromosomiques de l'espèce.

Nombre fondamental. — Pendant nos travaux de 1931 nous avons observé, au moyen de la technique de Heitz, une métaphase et une anaphase dans des cellules d'ovules, où nous avons compté 10 chromosomes. D'après ces observations, nous avons conclu que le nombre fondamental de *N. tazetta* était 5 et non 10, comme Nagao (1930) l'avait proposé. Pour ce qui est des formes à 20 et à 30 chromosomes, observées par Nagao, nous croyons qu'il s'agissait, respectivement, de formes tétraploïdes et de formes hexaploïdes.

Nagao (1933) maintient que 10 est le nombre fondamental de *N. tazetta*, et il explique : «*if the varieties which we take for diploids and triploids are really tetraploids and hexaploids respectively, such chromosome behavior as we have described for these varieties in the foregoing chapter is not to be expected. We have, moreover, other facts which substantiate the view that the number 10 is at least a, even if not the, cardinal number in* N. tazetta, *namely:* 1) *while in the varieties «Franklin» and «L_{20}» six gemini of the 10 are large, and four small, in «B_{20}» and «A_{22}» five are larger and five small. If in these cases the cardinal number is 5, these sets of chromosomes must consist of two similar sets each. This is assumable in the former case, but not in the latter.* 2) *In*

N. intermedius, *a chromosome hybrid between 7 and 10, the two groups of chromosomes are shown to represent independent genomes, no affinity is shown between chromosomes of the 7 and those of the 10. They are found to be all univalent in the heterotype metaphase, and no two chromosomes are a mating pair. In* N. biflorus, *a* poëticus-tazetta *hybrid, the 10* tazetta *chromosomes also remain as univalents having no mates at all in the heterotype division. These facts show that the 10 univalent chromosomes from the parent* tazetta *have no mating chromosomes not only in the group of chromosomes from the other parent, but also among chromosomes in their own group. To put it into other words, this group of 10 chromosomes in* tazetta *is a haploid set which composes a genome. The number 10 must, therefore, be a cardinal number of this species*» (Nagao 1933, pp. 162 et 163).

Si, dans l'espèce *N. tazetta*, il y avait, comme nos premières observations semblaient le montrer, des plantes à 10 chromosomes somatiques dont le comportement dans les divisions de réduction ne fut pas celui des plantes haploïdes, la démonstration de 5 comme nombre fondamental de *N. tazetta* ne permettrait aucun doute. Voilà pourquoi nous avons essayé de retrouver, dans nos cultures, la plante chez laquele en 1931 nous avions compté 10 chromosomes. Malgré tous nos efforts nous n'y sommes pas arrivé. Toutes celles que nous avons observées étaient pourvues de 22 chromosomes. Nous sommes donc porté à croire que le nombre de chromosomes que nous avons trouvé autrefois, dans deux cellules d'ovules jeunes, a été observé dans deux figures de division du sac embryonnaire, c'est à dire dans le tissu haploïde de l'ovule. S'il en est ainsi, le nombre 10, accepté comme nombre somatique, n'est qu'un nombre gamètique. Cette explication nous semble plus plausible que celle de Nagao (1933); en effet, cet auteur explique notre trouvaille des 10 chromosomes en prétendant que nous avons peut-être examiné une plante haploïde.

Les faits mis en évidence par Nagao, le fait aussi que nous n'avons rencontré au cours de nos observations actuelles aucune plante à 10 chromosomes somatiques et en outre que le nombre 10, que nous avons d'abord déterminé comme nombre somatique, n'est qu'un nombre gamètique, tout cela montre, qu'en effet, le nombre fondamental de *N. tazetta* est 10.

Comme nous l'avons déjà vu, Nagao (1933) a vérifié que, dans la variété «Chinese Sacred Lily» à 30 chromosomes, le nombre d'é-

léments chromosomiques, dans les métaphases de la division hétérotypique, variait de 7 à 14 et que parmi ces éléments on en trouvait souvent quelques uns dont la valence était supérieure à trois. Pour expliquer ce comportement, l'auteur croit que «*primarily the constitution must have been such as that we have seen in «Yellow Prince», but in the variety in question a secondary union or association, due to certain peculiar characteristics of the chromosomes, must have taken place among the primary complexes, so that chromosome complexes of higer orders than triples, must result*» (Nagao, 1933, pag. 90).

L'apparition de 7 éléments chromosomiques dans quelques métaphases hétérotypiques de cette variété peut nous porter à croire que le nombre fondamental 10 est secondaire et dérivé du nombre 7, celui-ci apparaissant dans la plupart des espèces du genre. Il serait donc très intéressant de chercher à vérifier l'hypothèse que nous venons d'énoncer en mettant en evidence le mécanisme susceptible de, en partant du nombre 7, donner naissance au nombre 10.

VARIATIONS CHROMOSOMIQUES DE L'ESPÈCE. — La polyploïdie et la fragmentation sont des variations chromomiques qui ont été nettement mises en évidence chez *N. tazetta*. La translocation y a peut-être lieu aussi, mais nous signalons l'apparition possible de ce phénomène sous réserve.

a) *Polyploïdie.* — Chez *N. tazetta* on ne connait que des formes diploïdes et triploïdes. Peut-être qu'en étudiant, plus minutieusement, cette espèce nous arriverions à y trouver des formes à un degré de polyploïdie plus élevé. Les causes de cette variation numérique des chromosomes n'ont pas encore été étudiées, mais il se peut qu'elles soient les mêmes que de Mol (1923, 1928) a trouvées chez les tulipes et chez les jacintes. Les observations de cet auteur montrent qu'en soumettant des bulbes de ces plantes à des variations de température, on obtient un fort pourcentage de grains de pollen diploïdes et tétraploïdes, conséquence des anomalies qui surviennent pendant les divisions de réduction. Même dans les conditions naturelles, les bulbes de *N. tazetta* se trouvent soumis aussi à des variations de température, ce qui peut provoquer, en grande quantité aussi, la formation de grains de pollen diploïdes et tétraploïdes. La fusion de gamètes haploïdes avec des gamètes diploïdes expliquerait l'apparition des formes triploïdes. Nagao (1933) attribue

aussi à la formation de gamètes à 2x et à 4x chromosomes, provoquée par des anomalies dans les divisions de réduction, l'origine des formes polyploïdes des narcisses.

b) *Fragmentation.* — Les variétés aneuploïdes à 21 et 22 chromosomes doivent peut-être leur origine à la fragmentation.

Ce phénomène a été observé dans de nombreux cas, et les résultats obtenus ont été récemment réunis par Bruun (1932, *a*), Darlington (1932) et Nagao (1933); ces auteurs donnent une liste des plantes où la fragmentation de chromosomes a été observée.

Les recherches des caryologistes ont démontré que la grandeur des fragments peut varier et que leur comportement en dépent. Considérant les relations entre la grandeur des fragments et celle des chromosomes, Bruun (1932) divise les premiers en: 1) *hémichromosomes,* si les fragments correspondent à une grande partie du chromosome (de la moitié à un tiers); et 2) *diminutifs,* s'ils ne correspondent qu'à une petite partie.

Pour que ces fragments puissent persister comme des unités dans les mitoses, il est nécessaire qu'ils acquièrent des centres d'attraction, sans quoi ils seraient éliminés au cours des divisions cellulaires. Les recherches de Darlington (1929 et 1932), chez *Tradescantia virginiana* et *Fritillaria,* et celles de Lewitsky et Araratian (1931), chez *Crepis,* montrent, qu'en effet, les fragments peuvent former de nouvelles constrictions cinétiques. Cependant, il parait que leur apparition est conditionnée par la grandeur des fragments, puisque Darlington a vérifié que, dans les divisions des grains de pollen de *Tradescantia virginiana,* plusieurs fragments dégénéraient, tandis que d'autres — les plus grands — se conduisaient comme de nouveaux chromosomes, en acquérant une constriction cinétique.

Dans la forme à 21 chromosomes les deux fragments doivent correspondre aux branches de l'un des chromosomes pp. Dans la variété *Panizzianus* à 22 chromosomes, les deux chromosomes lp se sont certainement fragmentés à la hauteur de la constriction cinétique, les fragments devant ainsi correspondre aux deux branches de ces chromosomes (l et p). Tant dans la forme à 21 que dans celle à 22, les fragments sont donc assez grands pour pouvoir entrer dans la catégorie des hémichromosomes, suivant la désignation de Bruun. Comme tous les chromosomes, qui correspondent probablement aux fragments, portent des constrictions cinétiques sub-terminales, ce

fait nous montre que ces fragments ont acquis des constrictions primaires et persistent, d'une façon constante, comme de nouveaux chromosomes, dans les mitoses somatiques.

Dans leurs études sur les transformations des chromosomes sous l'influence des rayons X, Lewitsky et Araratian (1931) sont arrivés à la conclusion que la rupture des chromosomes doit avoir lieu, généralement, hors de la constriction cinétique. Si les probabilités de rupture d'un chromosome étaient les mêmes dans tous les points, la constriction cinétique y comprise, le nombre de cas où la fragmentation aurait lieu sur ce point là, serait infinitésimal. Cependant, tel n'est pas le cas, puisque dans 24 cas de fragmentation, observés par ces mêmes auteurs chez *Crepis,* quatre correspondaient à la séparation des branches de chromosomes. Ce fait montre, donc, que la rupture à la hauteur de la constriction cinétique a lieu plus souvent que sur toute autre partie du chromosome. La constriction cinétique représente donc une partie du chromosome moins résistante que toute autre.

D'après nos observations, nous sommes porté à croire que la fragmentation, dans tous les cas étudiés par nous, a eu lieu à la hauteur de la constriction cinétique, puisque les chromosomes, que nous croyons avoir été formés par fragmentation, correspondent, à peu près, à des branches de chromosomes.

Chez le narcisse d'Almalaguez un seul des chromosomes p p a subi la fragmentation; son homologue s'est maintenu inaltéré. Ce fait s'accorde avec l'opinion de Lewitsky et d'Araratian (1931), d'après laquel «*the realization of the rupture of a given chromosome in a given place of it, is determined not by any general conditions within the cell but by accidental local combinations of conditions near the corresponding place of the chromosome*» (Lewitsky et Araratian, 1931, pag. 298).

Ces auteurs ont déduit cette conclusion de matériel soumis à l'action des rayons X, tandis que nous l'avons également déduite de matériel n'ayant subi aucune action physique ou chimique. Nous signalons ce fait, qui, une fois de plus, montre le parallélisme entre les modifications qui ont lieu dans les conditions naturelles et celles que l'on obtient artificiellement.

Dans les formes à 22 chromosomes, il faut croire que les deux homologues sont pareillement affectés, puisqu'ils se sont fragmentés, tous les deux, dans les mêmes conditions. Chez *Secale cereale*, Lewitsky et Araratian (1931) ont observé un cas pareil à celui-ci. On

peut expliquer ces phénomènes en supposant que les deux chromosomes se trouvaient tous près l'un de l'autre ou qu'ils étaient même réunis (dans une division de réduction, par exemple) au moment où les conditions qui ont provoqué la fragmentation agissaient sur eux.

c) *Translocation* — Un seul fait nous pu à croire à l'existence possible de cette variation chromosomique chez *N. tazetta ;* le voici : — Dans la variété *Panizzianus* nous avons trouvé deux individus appartenant à la race asymétrique + —. Le petit satellite possède la même taille et les mêmes caractères que ceux observés chez les satellites de la race symétrique — —. Le plus grand satellite est bien plus gros que l'autre, ayant une masse à peu près égale à 3 fois la masse du satellite le plus petit. On pourrait expliquer ce fait en supposant qu'une partie d'un autre chromosomes s'est détachée et est allée se fondre avec l'un des satellites, qui est ainsi devenu plus gros.

2 — NARCISSUS BIFLORUS CURT.

D'après ses caractères morphologiques, nous avons pu identifier l'exemplaire comme étant *N. biflorus* Curt. Il a été récolté dans le Jardin de Santa Cruz de Coimbra. Il correspond en tous points à la diagnose de Baker, sauf en ce qui concerne les caractères de la couronne : ainsi, au lieu d'avoir la couronne jaune pâle dépourvue d'un bord rouge, notre exemplaire porte une couronne d'un jaune vif ayant un petit bord rougeâtre. Néanmoins, il existe des formes dont les caractères sont pareils à ceux que nous avons trouvés chez notre exemplaire (*N. dianthus* Haw., *N. biflorus* Haw. et *N. albus* Miller).

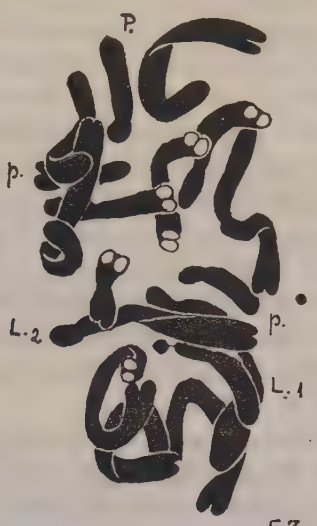
Quelques auteurs ont vérifié que les plantes de *N. biflorus* ne sont pas fertiles, ne possèdent pas d'ovules et de grains de pollen bien conformés. Cependant, la plupart des auteurs considèrent *N. biflorus* comme une bonne espèce (Baker, Coste, Ascherson et Graebner(1), G. Rouy(2), Pax, etc.). Henon, qui a étudié les narcisses de la station de Lattes, auprès de Montpellier, a vérifié que, dans cette lo-

(1) Ascherson et Graebner signalent, outre *N. biflorus* Curt., un hybride de *N. poëticus* et *N. tazetta* qui ressemble beaucoup à *N. biflorus*.

(2) G. Rouy considère *N. biflorus* comme une sous-espèce de *N. poëticus* et ne lui attribue pas une origine hybride.

calité, les espèces *N. poëticus, N. biflorus* et *N. tazetta* croissaient ensemble. Dans cette station on trouvait toutes les formes de transition entre *N. poëticus* et *N. tazetta,* en passant par *N. biflorus*, sans qu'il y eût entre eux une séparation nette. En associant ce fait à

52



53

Fig. 52 et 53 — *Narcissus biflorus* Curt. Plaques équatoriales dans des cellules de la pointe végétative de la racine ; 17 chromosomes parmi lesquels on en distingue deux du type L. (L.$_1$ et L.$_2$), un du type P. (P.) et deux du type p. (p.). Fix. Navachine (Bruun). × 3000.

l'infertilité de *N. biflorus,* il faut penser que cette espèce n'est qu'un hybride de *N. poëticus* et *N. tazetta.* Bien d'autres auteurs le pensent aussi, notamment Fiori et Paoletti. Stomps (1919) et Nagao (1933), qui ont fait l'étude caryologique de *N. biflorus,* le considèrent aussi comme un hybride de *N. poëticus* et *N. tazetta.*

Dans les métaphases des pointes végétatives des racines, nous avons compté 17 chromosomes (figs. 52 et 53). Ce chiffre montre clairement que la plante examinée provient du croisement de deux espèces qui ont respectivement 10 et 7 comme nombre fondamental. Or, ce résultat pourrait très bien provenir de la réunion d'un gamète de *N. tazetta* (10 chromosomes) avec un autre de *N. poëticus* (7 chromosomes). Il ressort clairement de l'étude morphologique des chromosomes qu'il s'agit d'un croisement de cette nature. Comme nous le savons, *N. tazetta* porte des chromosomes céphalobrachiaux

«sui generis» qu'on ne trouve chez aucune autre espèce du genre (L., P. et p.); leur apparition, dans les plaques équatoriales de *N. biflorus*, révèle indubitablement l'intervention de *N. tazetta* dans la formation de cette plante. Ces chromosomes ont été identifiés dans quelques plaques équatoriales (figs. 52 et 53), où nous en avons trouvé deux du type L. ($L._1$ et $L._2$), un du type P. (P.) et deux du type p. (p.). La garniture chromosomique de *N. poëticus* est, pour autant que nous la connaissions, constituée, en grande partie, de chromosomes du type Ll ou Lm. Les figures trouvées montrent, en effet, plusieurs chromosomes de ce type. Nous n'avons observé qu'un chromosome satellitifère; celui-ci ressemble beaucoup à l'un de ceux que nous avons trouvés chez *N. incomparabilis* et appartient, peut-être, à *N. poëticus*.

Bref, nous pouvons dire que le nombre et la morphologie des chromosomes montrent, d'une façon évidente, que l'exemplaire étudié est un hybride de *N. tazetta* et *N. poëticus;* ceci confirme l'opinion de Henon, Fiori, Paoletti et d'autres taxonomistes au sujet de l'origine de *N. biflorus*.

N. biflorus a une distribution géographique assez étendue car il croît en France, en Suisse et en Italie. Si l'on tient compte de l'infertilité signalée par les auteurs et de l'apparition de formes de transition entre *N. poëticus* et *N. tazetta,* il faut peut-être croire que l'hybride est aparu plusieurs fois à l'état sauvage, et qu'ultérieurement il s'est propagé végétativement.

Stomps (1919) a trouvé 24 chromosomes dans les pointes végétatives de la racine d'un exemplaire de *N. biflorus*. D'après ces résultats, cet auteur considère *N. biflorus* comme une plante triploïde, issue du croisement d'un gamète de *N. poëticus,* ayant un nombre double de chromosomes, et d'un gamète normal de *N. tazetta*. On peut résumer ainsi l'interprétation de Stomps:

N. poëticus mut. gigas	$\times$ *N. tazetta*	$=$ *N. biflorus*
16 chrs.	$+8$ chrs.	$=24$ chrs.

Si le nombre fondamental des deux espèces était 8, *N. biflorus* aurait donc été triploïde ($24 = 3 \times 8$). Cependant, les travaux de Nagao, publiés plus tard (1929, 1930 et 1933), montrent que *N. poëticus* a 14 chromosomes comme nombre diploïde et que *N. tazetta* en a 10 comme nombre haploïde, et non 8 comme Stomps le croyait.

Au stade où le problème est actuellement arrivé, on peut maintenir l'interprétation de Stomps, sur l'origine des formes de *N. biflorus* à 24 chromosomes, en y introduisant la modification suivante :

N. poëticus mut. gigas × *N. tazetta* = *N. biflorus*
14 chrs. + 10 chrs. = 24 chrs.

Nagao (1933) a trouvé, tout comme Stomps, 24 chromosomes dans les pointes végétatives de racine de *N. biflorus*. En étudiant les divisions de réduction dans les cellules mères des grains du pollen, l'auteur a trouvé 7 bivalents et 10 univalents. Ceci prouve bien que la forme étudiée résulte du croisement d'un gamète de *N. poëticus* (14 chromosomes) et d'un gamète haploïde de *N. tazetta* (10 chromosomes).

L'exemplaire que nous avons examiné diffère de ceux étudiés par Stomps (1919) et par Nagao (1934) en ce qu'il est issu du croisement d'un gamète haploïde de *N. poëticus* et d'un gamète haploïde de *N. tazetta:*

N. poëticus × *N. tazetta* = *N. biflorus*
7 chrs. + 10 chrs. = 17 chrs.

3 — NARCISSUS INTERMEDIUS LOIS.

Les exemplaires étudiés, depuis longtemps cultivés au Jardin Botanique de Coimbra, s'accordent en partie avec la diagnose de Baker (*Handbook of the Amaryllideae,* pág. 9). Ils s'en éloignent, cependant, en ce que le pédicelle de l'une des fleurs dépasse de beaucoup la longueur de la spathe. C'est à la Planche XXXVIII de *N. intermedius* du livre de Burbidge et Baker que ces exemplaires ressemblent le plus. Ils s'en rapprochent par l'aspect canaliculé des feuilles et par leur largeur, par la forme et la grandeur de la couronne. Ils ressemblent assez à *N. jonquilla,* mais ils s'en éloignent en ce que leurs feuilles sont beaucoup plus larges et que les divisions périgonéales sont plus imbriquées. Les exemplaires s'éloignent de celui que figure sur la Planche de Redouté, parce qu'ils ont la taille plus petite et les feuilles bien plus étroites. Malgre ces différences, nous n'avons plus de doute sur l'identification de ces exemplaires qui appartiennent, en toute évidence, à *N. intermedius.*

C'est Nagao (1933) qui a étudié, le premier, la caryologie de *N.*

intermedius; il a trouvé 17 chromosomes dans les cellules de la pointe végétative de la racine. Avant de connaître le travail de Nagao, nous avions étudié aussi *N. intermedius* et, comme lui, nous avons constaté l'existence de 17 chromosomes dans les cellules des mêmes tissus (figs. 54, 55 et 56). La fixation dans le liquide de Navachine (modification de Bruun) a été parfaite, ce qui nous a permis d'obtenir des plaques équatoriales très nettes et très belles. Quelques unes (figs. 54 et 55) nous ont permis d'étudier les caractères morphologiques des 17 chromosomes, parce qu'ils étaient presque tous placés sur le même plan dans toute leur étendue et parce qu'ils se trouvaient suffisament séparés les uns des autres. Nous avons identifié, dans ces figures, les types suivants:

1 — Un chromosome isobrachial L L (L L);

2 — Quatre chromosomes du type L m; deux d'entre eux (L m_1 et L m_2) ont, cependant, la branche L plus longue que celle des deux autres (L m_3 et L m_4);

3 — Trois du type L p (L p_1-L p_3);

4 — Trois autres du type L p à la branche longue plus courte que celles des précédents (L p_4-L p_6);

5 — Un chromosome du type l m (l m);

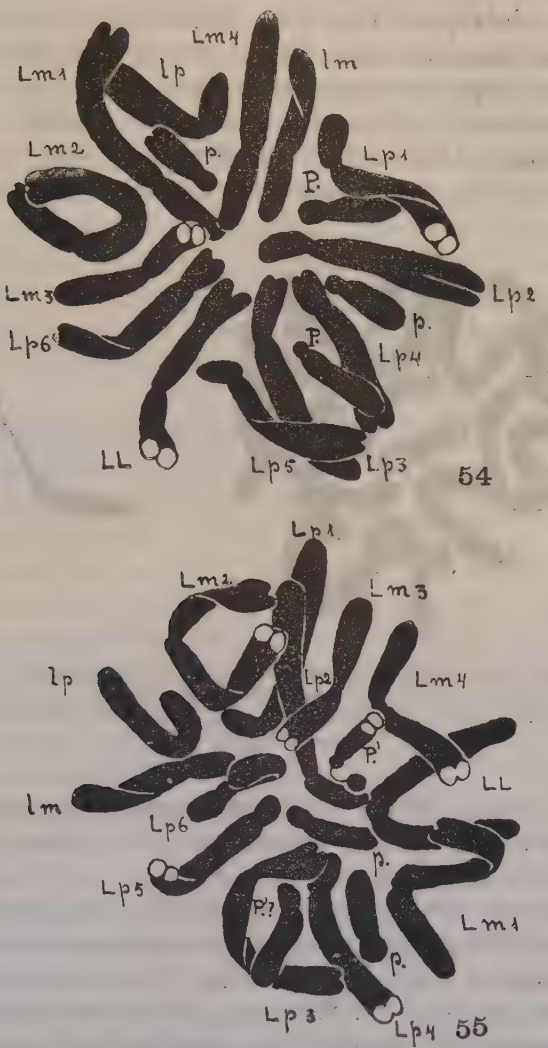
6 — Un chromosome du type l p (l p);

7 — Deux chromosomes du type P.′ (P.′);

8 — Deux du type p. (p.).

Les deux chromosomes du type P.′ sont satellitifères, ce qui est parfaitement mis en évidence dans quelques métaphases vues du pôle (fig. 56). Les chromosomes satellitifères ont un aspect extrêmement remarquable et méritent d'être plus minutieusement décrits. Ainsi, ces chromosomes, quand ils sont examinés dans des conditions favorables, comme celui qui se trouve dessiné isolément dans la fig. 57, ont une branche droite ou un peu courbe, terminée par une petite tête. Un filament assez gros vient s'y attacher; ce filament a une longueur à peu près égale à celle de la branche du chromosome et porte, à l'extrêmité, un satellite très gros, d'un diamètre à peu près égal à celui de la branche du chromosome. La constriction cinétique correspond à la constriction qui sépare la petite tête du corps du chromosome; cela explique pourquoi ce chromosome prend la forme d'un V dans les anaphases, chacun des bras ayant, cependant, un aspect très différent. Puisque le chromosome possède une tête dont le diamètre est bien

inférieur à celui du corps et, puisque le satellite est très gros, on



Figs. 54 et 55 — *Narcissus intermedius* Lois. Plaques équatoriales dans la pointe végétative de la racine; 17 chromosomes indiqués par les symboles que nous leur attribuons. Dans la fig. 54 aucun satellite n'a été observé; dans la fig. 55 nous n'avons observé qu'un seul. Néanmoins, il y en a deux, comme la fig. 56 le montre. Explication dans le texte. Fix. Navachine (Bruun). × 3000.

est amené à penser que ce chromosome remarquable a pris naissance, par inversion, de la façon suivante:

Le chromosome, qui aurait été primitivement pourvu d'un petit

satellite et d'une grosse tête, se serait fragmenté à la hauteur de la constriction cinétique. Ces deux fragments se seraient ensuite fondus d'une façon invertie, c'est à dire que le satellite se serait fondu avec le corps du chromosome, tandis que l'autre partie formait, à l'extrémité du filament, le nouveau satellite. L'inversion de cette partie du chromosome aurait ainsi eu lieu. Néanmoins, il est étrange que la même altération ait affecté simultanément les

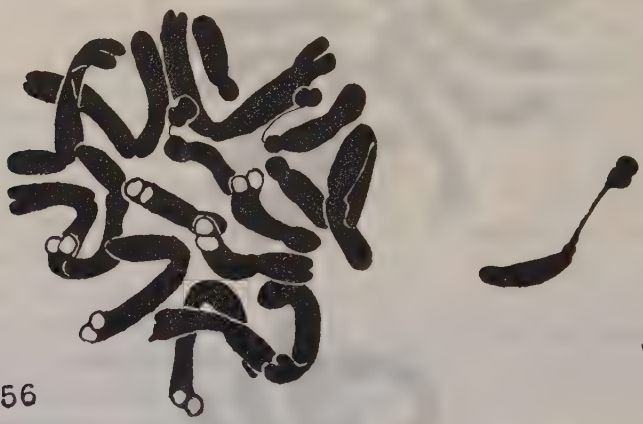


Fig. 56 — *Narcissus intermedius* Lois. Plaque équatoriale ; 17 chromosomes. On distingue nettement les deux chromosomes satellitifères. Fix. Navachine (Bruun). × 3000.
Fig. 57 — *Idem.* Chromosome métaphasique P.J isolé des autres pour montrer ses caractères. × 3000.

deux chromosomes. Bruun (1932, *a*) a trouvé, dans quelques espèces du genre *Primula,* des cas d'inversion qu'il a interprétés comme nous venons de faire pour le nôtre.

N. intermedius est sûrement un hybride issu du croisement de deux espèces différentes ; le nombre de chromosomes observés et l'asymétrie nucléaire le prouvant clairement. Le nom *intermedius,* donné par Loiseleur, porte en lui l'idée que cette forme est intermédiaire entre *N. tazetta* et *N. jonquilla ;* les caractères de la morphologie externe de *N. intermedius* prouvent bien qu'il s'agit, en effet, d'une forme intermédiaire entre ces deux espèces. La plupart des taxonomistes (Baker, Ascherson et Graebner, Rouy, Coste, etc.) ne la considèrent pas comme hybride. Burbidge, Fiori et Paoletti prétendent qu'il s'agit d'un hybride produit dans les conditions naturelles. Les observations caryologiques de Nagao (1933) et les nôtres confirment l'origine hybride de *N. intermedius.* D'après le nombre

de chromosomes (17) et leur morphologie, l'un des parents est *N. tazetta,* et l'autre une forme diploïde de *N. jonquilla.* Ceci confirme l'opinion de Burbidge, de Fiori et de Paoletti.

Grâce à la beauté et à l'odeur de leurs fleurs, à la facilité avec laquelle ils peuvent être cultivés, les narcisses sont très estimés des horticulteurs et des jardiniers. Il n'y a donc rien d'étonnant qu'on ait obtenu de nombreuses variétés dans les cultures et qu'on ait beaucoup pratiqué l'hybridation, non seulement parmi les variétés de la même espèce, mais aussi parmi les diverses espèces, dans l'intention d'obtenir de nouvelles variétés. L'hybridation a très souvent lieu, à l'état sauvage, entre des espèces, même les plus éloignées systématiquement. Voici, d'après Ascherson et Graebner, les hybrides qui ont été obtenus :

N. bulbocodium × *N. pseudonarcissus*
N. bulbocodium × *N. triandrus*
N. pseudonarcissus × *N. triandrus*
N. pseudonarcissus × *N. incomparabilis*
N. pseudonarcissus × *N. juncifolius*
N. pseudonarcissus × *N. jonquilla*
N. pseudonarcissus × *N. tazetta*
N. pseudonarcissus × *N. papyraceus*
N. pseudonarcissus × *N. italicus*
N. pseudonarcissus × *N. poëticus*
N. incomparabilis × *N. tazetta*
N. incomparabilis × *N. poëticus*
N. triandrus × *N. juncifolius*
N. jonquilla × *N. tazetta*
N. tazetta × *N. poëticus*
N. jonquilla × *N. poëticus*

On peut encore joindre à ceux-ci :

N. bulbocodium × *N. reflexus*
N. pseudonarcissus × *N. cyclamineus*

que nous avons rencontrés et que nous avons décrits plus haut dans ce même travail.

D'après cette liste, on voit qu'on ne connait pas d'hybrides de

N. rupicola, N. scaberulus, N. minutiflorus et *N. serotinus,* ce qui peut facilement s'expliquer, puisque ces espèces, sauf *N. rupicola,* sont assez rares, n'ont pas encore été introduites dans les cultures, et ne croissent pas parmi d'autres espèces. Il est cependant possible que ces espèces possèdent les caractères necéssaires pour s'hybrider entre elles, ou s'hybrider avec d'autres.

Les faits que nous venons d'exposer montrent que, dans le genre *Narcissus,* les zygotes formés par la réunion de garnitures chromosomiques très différentes sont viables et que les plantes, une fois développées, sont vigoureuses et peuvent persister à condition de se multiplier végétativement.

CHAPITRE V

L'évolution de la garniture chromosomique dans le genre « Narcissus »

Il est aujourd'hui bien prouvé que les variations affectant le plasme germinatif sont les seules transmissibles héréditairement, ainsi que Weismann le prétendait dès 1892. Dans l'élaboration de toute doctrine explicative de l'évolution, il est nécessaire de porter une attention particulière à ces variations — les seules possédant un intérêt évolutionnaire — et de chercher le mécanisme qui les a provoquées.

La redécouverte des lois de Mendel en 1900 et le développement rapide du mendélisme ont conduit à concevoir les organismes comme résultant de l'activité et de l'action réciproque d'un grand nombre de particules élémentaires nommées gènes ou facteurs. Puisque les gènes sont les particules élémentaires dont dépendent les caractères des organismes, on doit admettre que l'apparition de nouveaux types, possédant des caractères différents de ceux des types dont ils sont issus, ne peut être provoquée que par des modifications subies par les gènes des cellules originaires de ces nouveaux types. Ces modifications des gènes peuvent être :

1° — *Qualitatives,* quand les modifications affectent leur constitution intime, comme par exemple des changements de la composition chimique de la matière qui les forme ;

2° — *Quantitatives,* quand ces modifications affectent leur nombre (augmentation ou diminution proportionnelles ou non du nombre de gènes);

3° — *Locatives,* quand ces modifications affectent la localisation.

Des recherches cytologiques et génétiques ont montré, surtout dans ces vingt dernières années, que les gènes se trouvent localisés dans les chromosomes et qu'ils s'y disposent selon une série linéaire, avec des emplacements fixes et déterminés. D'après cette conception, on considère donc les chromosomes comme constitués par des gènes et par chromatine extra-génique. Nous pouvons dire, d'après la constitution et la cinématique des chromosomes, que, étant les porteurs des gènes, ce sont eux qui transmettent les caractères de l'hérédité. Or, puisque les gènes agissent ordonnés en chromosomes, les variations mentionnées plus haut, principalement celles du deuxième et du troisième groupes, doivent se traduire par des variations du nombre, de la grandeur et de la forme des chromosomes. Plusieurs de ces modifications sont donc susceptibles d'être mises en évidence par des recherches cytologiques. Pour y parvenir, il est nécessaire d'étudier la variabilité chromosomique d'individus appartenant à la même espèce ou à des espèces voisines, puisque cette étude de caryologie comparée peut éclairer les processus suivant lesquels la garniture chromosomique d'une espèce peuve se transformer en celle d'une autre. Les processus qui ont agi, ou qui agissent encore, sur l'évolution d'un groupe déterminé seront, par ce moyen, mis en évidence.

Très récemment, on a commencé, avec précision, l'étude de la variabilité chromosomique chez des individus d'une même espèce et celui de la caryologie comparée des espèces d'un même genre. Les études réalisées jusqu'à présent ont déjà permis d'élaborer quelques théories que nous pourrons nommer théories cytogénétiques de l'évolution; elles contribueront largement — nous en sommes convaincus — à éclaircir un problème aussi important.

Pour essayer d'analyser l'évolution de la garniture chromosomique dans le genre *Narcissus,* il nous faut rapidement exposer ici ces théories; nous chercherons à voir, en même temps, si, d'après nos observations, elles peuvent s'appliquer à notre matériel.

1 — THÉORIE DE LA SOMMATION

Cette thèorie, formulée par O. Winge en 1917 et perfectionnée par lui-même en 1925, concerne l'origine des polyploïdes. Winge, en faisant l'étude statistique des nombres de chromosomes connus en 1917 chez les bryophites, les cryptogames vasculaires et les phanérogames, conclut que les nombres haploïdes de chromosomes sont généralement décomposables selon les facteurs premiers 2 et 3 et que les espèces appartenant au même groupe systématique ont des nombres de chromosomes qui sont, en général, des multiples du même nombre cardinal. Ces nombres forment ainsi une progression arithmétique. Ceci porte Winge à croire que de nouvelles espèces peuvent prendre naissance au moyen de l'hybridation, entre deux espèces ayant le même nombre de chromosomes, suivie de la duplication des garnitures chromosomiques haploïdes de chacune de ces espèces. Ainsi, supposons que deux espèces différentes possèdent des garnitures chromosomiques haploïdes que nous représenterons respectivement par: A, B, C, D et E, F, G, H, où chacune de ces lettres représente un chromosome. L'hybride, qui en résultera, aura, évidemment, la composition: A, B, C, D, E, F, G, H. Si les chromosomes réunis diffèrent suffisament entre eux, ils ne pourront pas s'accoupler dans les divisions de réduction; de là, une irrégularité dans les divisions et la stérilité de l'hybride. Si, au contraire, par suite d'une circonstance quelconque, la duplication de chacun des chromosomes réunis a lieu, la composition chromosomique de l'hybride deviendra: AA, BB, CC, DD, EE, FF, GG, HH. Ainsi, une nouvelle forme aura pris naissance, ayant un nombre gamétique de chromosomes double du nombre des espèces originaires; elle sera fertile et constante, car les divisions de réduction auront lieu normalement, puisqu'il existe des paires de chromosomes homologues.

Supposons encore que la nouvelle espèce AA, BB, CC, DD, FF, GG, HH soit croisée avec une autre I, J, K, L; une deuxième espèce, AA, BB, CC, DD, EE, FF, GG, HH, II, JJ, KK, LL, pourrait naître, d'après le mécanisme ci-dessus décrit; elle serait pourvue de 12 chromosomes (nombre gamétique) et serait fertile et constante, elle aussi. D'après Winge, des groupes d'espèces, dont les nombres de chromosomes sont multiples d'un certain nombre cardinal, auraient pris ainsi naissance. Pour notre cas, ce serait la série: 4, 8, 12, 16, etc., où 4 est le nombre cardinal.

La théorie de Winge explique ainsi l'apparition des séries polyploïdes de nombres de chromosomes, que l'on trouve si fréquemment dans le règne végétal, et elle a, d'ailleurs, le mérite de montrer que les nouvelles espèces sont fertiles et constantes. Mais ¿comment et à quelle période de la vie de l'hybride a lieu la duplication des chromosomes, phénomène fondamental indispensable à l'acceptation de la théorie de Winge? Cet auteur a d'abord pensé (1917) que la duplication a lieu, au moyen de la division longitudinale des chromosomes, pendant la première division du zygote hybride. Plus tard (1925), Winge croit que la duplication peut également se produire dans une phase somatique ultérieure.

À la date où Winge a formulé sa théorie on ne connaissait aucun cas où l'on pût démontrer l'apparition de la duplication, dont l'auteur avait cru découvrir l'existence. De nombreuses expériences cyto-génétiques récentes ont cependant démontré que cette duplication existe et qu'elle peut avoir lieu, soit dans les cellules somatiques des individus hybrides, soit dans les cellules sexuelles, par suppression des divisions de réduction. Dans ce dernier cas, il se forme des gamètes contenant tous les chromosomes appartenant aux deux parents qui, en se fondant, produisent la duplication.

Les cas actuellement connus où ait été prouvée l'apparition, après le croisement de deux espèces, d'une lignée hybride, fertile et constante, ayant un nombre double de chromosomes, ont été récemment analysés par Winge, qui a tout particulièrement étudié le moment où a lieu la duplication.

Voici les conclusions de l'auteur:

1 — *Chez Primula Kewensis*, n = 18 (*P. floribunda*, n = 9 × *P. verticillata*, n = 9); *Rosa Wilsoni*, n = 21 (*R. pimpinellifolia* × *R. tomentosa*); *Nicotiana digluta*, n = 36 (*Nicotiana glutinosa*, n = 12 × *N. tabacum*, n = 24); *Fragaria bracteata* × *F. Helleri*, n = 14; *Aegilops ovata* × *Triticum dicoccoides*, n = 28; *Solunum nigrum* × *S. luteum*, n = 60; *Saxifraga Potternensis*, n = 32-36 (*Saxifraga granulata*, n = = 16-22 × *S. rosacea*, n = 16); et *Brassica napocampestris*, n = 28 (*B. napus*, n = 18 × *B. campestris*, n = 10) — la duplication a eu lieu dans les cellules du soma d'individus F_1.

2 — Chez *Raphanus sativus* × *Brassica oleracea*, n = 18; *Digitalis Mertonensis*, n = 56 (*D. ambigua*, n = 28 × *D. purpurea*, n = 28); *Nicotiana tabacum* × *N. silvestris*, n = 36; *N. rustica* × *N. paniculata*, n = = 36 et *Triticum dicoccoides* var. *Kotschyanum* × *Aegilops ovata*, n = 28

— les plantes fertiles sont issues de la fusion de gamètes diploïdes, formés par la supresssion des divisions de réduction dans quelques individus F_1.

3 — Chez *Aegilops ovata* × *Triticum durum*, n = 28; *Triticum turgidum* × *T. villosum*, n = 21; *Aesculus carnea*, n = 40 (*A. hippocastanum*, n = 20 × *A. pavia*); *Aegilops ovata* × *Triticum vulgare*; *Aegilops ovata* × *Triticum turgidum*; *Aegilops ovata* × *Triticum compositum-turgidum*; *Aegilops ovata* × *Triticum amyleum (dicoccum)*; *Aegilops ovata* × × *Triticum monococcum*; *Triticum vulgare* × *Secale cereale*, n = 28; *Primula Bulleyana* × *P. Beesiana*, n = 22; et *Spartina Townshendii*, n = 63 (*S. stricta* × *S. alterniflora*) — on n'a pas encore suffisament mis en évidence le moment où la duplication a lieu.

Presque tous les cas que nous mentionnons ici ont été obtenus artificiellement dans les cultures, mais ces mêmes phénomènes ont également lieu dans les conditions naturelles. On a découvert quelques espèces allopolyploïdes et on y a identifié les espèces dont elles sont issues. Cela prouve, donc, que la théorie de Winge peut expliquer l'apparition, dans le nature, d'espèces nouvelles.

On trouve assez fréquemment, parmi les plantes supérieures, des genres polyploïdes (cf. Fernandes, 1931 *b*, pag. 20) et d'autres qui ne sont pas tout à fait polyploïdes, où quelques espèces possèdent un nombre de chromosomes multiple de celui d'autres espèces. La théorie de Winge explique bien tous ces faits et beaucoup de ces espèces polyploïdes ont dû prendre naissance au moyen du mécanisme suggéré par ce même auteur. Cependant, il est naturel que bien d'autres espèces aient été produites par des processus un peu différents de ceux indiqués par Winge. Ainsi, pour cet auteur, la duplication des chromosomes est une conséquence de l'hybridation, celle-ci devenant donc, pour lui, le facteur principal de l'apparition des espèces nouvelles. Or, la duplication peut avoir lieu non seulement chez les hybrides, mais aussi chez les espèces pures, comme Jorgensen le fait justement remarquer. La duplication de chromosomes, dans ces dernières formes, peut aussi conduire à la formation d'espèces nouvelles de la façon suivante :

La duplication des chromosomes chez des espèces pures peut avoir lieu, comme chez les hybrides, dans les cellules somatiques ou dans les cellules sexuelles.

Dans le premier cas, si la duplication a lieu dans la première phase du développement d'une plante, comme par exemple dans la

première division du zygote, la plante sera complètement autotétraploïde. Si, au contraire, la duplication a lieu dans une phase plus avancée des plantes à chimères chromosomiques sectoriales, peuvent en résulter, qui pourront produire des branches autotétraploïdes. Chez ces autotétraploïdes, les quatre chromosomes homologues de chaque type auront une grande analogie entre eux, ce qui provoquera un grand pourcentage de quadrivalents dans les cellules mères des grains du pollen et des ovules. Les divisions de réduction seront donc, pour la plupart, anormales, ce qui déterminera, chez ces plantes, une diminution de fértilité. L'élimination des types stériles accompagnée de la différenciation des paires de chromosomes des garnitures haploïdes peut conduire, comme Darlington (1932) le croit, à la transformation des autopolyploïdes en allopolyploïdes avec une formation régulière de bivalents. Ce mécanisme peut donc produire un nouveau type stable et fertile — autrement dit, une espèce nouvelle.

Dans le second cas, des gamètes se formeront qui, par leur fusion, produiront des individus tétraploïdes. En partant de ceux-ci, et suivant ce même mécanisme il se peut que de nouvelles formes constantes et fertiles se produisent (des espèces tétraploïdes). Chez la plupart des plantes supérieurs la pollinisation est croisée, et les gamètes diploïdes, qui se réunissent pour former de nouveaux individus, proviennent, en toute évidence, d'individus différents, appartenant à la même race ou à des races différentes. Dans le dernier cas, la différenciation des chromosomes des deux races aidera à l'établissement de types tétraploïdes ayant une formation régulière de bivalents, c'est à dire, constants et fertiles.

Brèf, on peut dire que des espèces tétraploïdes peuvent être produites par l'un des deux processus suivants:

1 — Par duplication de chromosomes chez les individus provenant du croisement de deux espèces ayant le même nombre de chromosomes.

a) Par duplication somatique;

b) Par duplication dans les cellules sexuelles.

2 — Par duplication de chromosomes dans des espèces pures.

a) Par duplication somatique;

b) Par la formation de gamètes ayant le nombre somatique de chromosomes et subséquente fusion.

Les autres formes polyploïdes peuvent provenir de la conjugaison de gamètes haploïdes, diploïdes, tétraploïdes, etc.

Étant ainsi conçue et appliquée au genre *Narcissus,* la théorie de la sommation conduit aux résultats suivants:

1 — Le premier processus (1 *a* et 1 *b*) n'a pas agi pour différencier des espèces nouvelles.

Il existe, chez les narcisses, des formes considérées par plusieurs auteurs comme espèces distinctes: *Narcissus incomparabilis, N. intermedius, N. biflorus* et *N. odorus;* ce sont, comme des études morphologiques et caryologiques l'ont prouvé, des hybrides résultant du croisement de plantes appartennant à des espèces différentes. L'étude caryologique de ces plantes montre qu'elles maintiennent leur constitution hybride initiale sans subir de duplication et qu'elles se multiplient végétativement, aussi bien dans les cultures qu'à l'état sauvage. Quoique l'hybridation entre espèces ait souvent lieu à l'état sauvage, on ne connaît aucune forme, considérée comme espèce distincte, qui ait été produite par hybridation suivie de la duplication de chromosomes. Néanmoins, comme les espèces du geure *Narcissus* s'hybrident très facilement entre elles et que leurs hybrides abondent dans les cultures et à l'état sauvage, il se peut que quelques-uns de ces hybrides se stabilisent, par duplication de chromosomes, en produisant des formes nouvelles, ce qui s'accorderait avec la théorie primitive de Winge.

2 — Le deuxième processus, surtout celui indiqué en 2 *b*, agit puissamment, au moins dans certains groupes, pour la différenciation d'espèces nouvelles.

Les observations des auteurs qui nous ont précédé et celles faites par nous sur la caryologie du genre *Narcissus* montrent l'existence de formes euploïdes dans les groupes de nascisses indiqués dans le tableau V.

On n'a, jusqu'à présent, trouvé de formes polyploïdes que dans les espèces du genre mentionnées dans ce tableau. Il est cependant possible qu'il en existe ailleurs, au moins chez quelques espèces et si on n'en a pas encore rencontré c'est sans doute qu'elles n'ont pas encore été suffisamment étudiées.

Plusieurs des formes euploïdes trouvées provenaient de cultures; mais nos observations, très souvent faites sur du matériel provenant de l'état sauvage *(N. bulbocodium, N. pseudonarcissus* et *N. jonquilla),* montrent que la polyploïdie a également très souvent lieu dans les

TABLEAU V

Espèces	Diploïde 2 x	Triploïde 3 x	Tétraploïde 4 x	Pentaploïde 5 x	Hexaploïde 6 x
N. bulbocodium L. x = 7	Nagao (1929) Fernandes (1930, 1931) Fernandes *	Nagao (1929)	Fernandes *	Fernandes *	Heitz (1926) Nagao (1933) Fernandes *
N. pseudonarcissus L. x = 7	De Mol (1922) Nagao (1929) Philip Collins Fernandes *	De Mol (1922) Nagao (1933) Philip Collins	De Mol (1922) Nagao (1929) Fernandes (1932) Fernandes *	—	—
N. poëticus L. x = 7	Stomps (1919) De Mol (1928)	Nagao (1929)	—	—	—
N. incomparabilis Mill. x = 7	Heitz (1926) Nagao (1929) Fernandes *	Nagao (1929, 1933)	—	—	—
N. tazetta L. x = 10	Nagao (1929) Nagao (1930) Nagao (1933)	Nagao (1929, 1930, 1933) Fernandes *	—	—	—
N. Jonquilla L. x = 7	Nagao (1929) Fernandes (1931)	Fernandes *	—	—	—

Les observations prouvant l'existence de formes triploïdes chez *N. jonquilla* ne figurent pas dans ce travail; elles seront prochainement publiées. Les observations que nous avons faites, au cours de ce travail, sont marqués d'un astérisque. Les nombres de Philp et de Collins sont extraits de Pugsley (1933).

conditions naturelles. Le processus déjà décrit en 2 *b*, et que nous avons mentionné pour *N. bulbocodium,* est très probablement celui qui provoque l'apparition des formes euploïdes.

L'existence de formes euploïdes, dans les espèces que nous venons de citer, explique, du moins en partie, l'extrême polymorphisme de ces mêmes espèces. On pourra considérer ces formes euploïdes, surtout celles dont le développement se fait normalement et qui sont fertiles, comme des espèces nouvelles dont l'apparition est récente, ou comme des espèces qui se trouvent en voie de différenciation et de stabilisation.

La tâche des taxonomistes est, on le sait, l'établissement de catalogues où soient compris tous les êtres vivants. Cela ne devient possible qu'en groupant les individus d'après leurs ressemblances. Ces chercheurs assemblent donc des individus possédant un certain nombre de caractères communs et en forment des groupes qu'ils nomment espèces; en assemblant celles-ci, ils obtiennent des groupements plus étendus qu'ils nomment genres, etc. La conception d'espèce n'est donc, malgré tous les efforts des taxonomistes, qu'une conception abstraite à laquelle ne correspond pas la réalité objective. Ainsi, l'espèce nous apparaît comme un groupement artificiellement délimité, formé d'individus qui ont entre eux un certain nombre de ressemblances. Il est donc facile de concevoir que l'espèce varie en étendue selon l'opinion du taxonomiste et que quelques-uns considèrent comme espèce ce que d'autres ne considèrent que comme sous-espèce ou comme variété. Nous ne pourrons donc pas discuter, sans risquer le ridicule, si quelques-unes des formes polyploïdes trouvées peuvent être ou non considérées comme espèces distinctes. En tout cas, nous insisterons sur les faits suivants qui montrent bien la possibilité de la formation de nouvelles espèces au moyen de la polyploïdie:

1) La forme tétraploïde de *N. bulbocodium,* originaire de São Martinho do Pôrto, est normalement fertile et, par ses caractères, s'éloigne tellement du type de l'espèce que, peut-être, certains taxonomistes, l'étudiant avec soin, l'auraient considérée comme une espèce nouvelle.

2) La forme pentaploïde de *N. bulbocodium* du Pinhal de Leiria s'accorde fort bien avec la variété *obesus*. Or, Salisbury a considéré cette variété comme une espèce distincte (*N. obesus* Salisbury).

3) Pugsley a publié récemment (1933) une révision du sous-genre

Ajax. Pour plusieurs taxonomistes (Baker, Richter, Ascherson et Graebner, Rouy, etc.) ce sous-genre est constitué par une seule espèce (*N. pseudonarcissus* L.). Par contre, Pugsley y distingue 27 espèces ; parmi celles-ci il y en a 14 dont on connaît le nombre de chromosomes, déterminés par Philp et Collins. Parmi ces 14 espèces on en trouve 9 à 14 chromosomes (diploïdes), 3 à 15 (trisomiques ?) et 2 à 21 (triploïdes). Il est regrettable que les 13 autres espèces, que Pugsley a pu distinguer, n'aient pas encore été étudiées caryologiquement. Nous sommes convaincus que cette étude montrerait que beaucoup d'entre elles sont polyploïdes ; et cela mettrait mieux en évidence la possibilité de la formation de nouvelles espèces au moyen de la polyploïdie.

4) La variété *bicolor* de *N. pseudonarcissus* qui, daprès nos observations, est une forme tétraploïde est considérée par Linné et par Pugsley comme une espèce distincte (*N. bicolor* L.).

5) D'autres formes polyploïdes de *N. poëticus* et de *N. tazetta* ont dû également été considérées, par plusieurs taxonomistes, comme des espèces distinctes.

2 — THÉORIE DE LA POLYPLOÏDIE SECONDAIRE

Pour comprendre l'existence de certains nombres chromosomiques, trouvés dans plusieurs groupes végétaux, il faut admettre que les formes qui les possèdent sont polyploïdes, et que, outre leur garniture normale, elles possèdent quelques chromosomes répétés. Il s'agit là de formes polyploïdes secondaires. Le bien-fondé de cette théorie a été mis en évidence, pour les *Pomoideae*, par les recherches de Darlington et de Moffett et pour *Dahlia Merckii*, par celles de Lawrence. Ainsi, pour le cas des *Pomoideae*, Darlington et Moffett croient que le nombre fondamental de la section (17) tire son origine du nombre 7, qui se trouve dans d'autres sections de l'ordre (*Rosa* et *Rubus*), au moyen de la réduplication inégale des 7 chromosomes. Ainsi, si l'on représente la garniture chromosomique haploïde des ancêtres des *Pomoideae* par A, B, C, D, E, F, G, les *Pomodiae* actuelles possèderaient la composition :

$$17 = AAA, BBB, CCC, DD, EE, FF, GG$$

ce qui veut dire qu'elles seraient triples trisomiques diploïdes en ce qui concerne leur nombre gamétique de chromosomes, et qu'elles se-

raient triples hexasomiques tétraploïdes pour ce qui est de leur composition somatique. Les faits confirmant ce point de vue ont été récemment exposés par Darlington dans son ouvrage *Recent Advances in Cytology*. Nous renvoyons à ce livre les lecteurs désireux de connaître plus minutieusement ce sujet.

La preuve d'une polyploïdie secondaire chez *Dahlia Merckii* (Lawrence, 1929) a été plus facile à faire que chez les *Pomoideae*. Le nombre gamétique de chromosomes de cette espèce est 18, tandis que toutes les autres espèces du genre ont 8 ou un multiple de 8. L'association secondaire de chromosomes montre qu'on y trouve en triple deux des huit chromosomes, tandis que les autres ne s'y trouvent qu'en double. Les formes polyploïdes secondaires sont donc, comme Darlington (1932) le fait remarquer, des tétraploïdes modifiés, et comme ceux-ci se développent bien, ils peuvent constituer des espèces nouvelles.

Puisque l'on a déjà obtenu expérimentalement deux formes polyploïdes secondaires et le comportement des chromosomes dans un certain nombre d'espèces nous permet de croire que leur garniture chromosomique a une telle origine, on peut penser que la polyploïdie secondaire a pu agir sur plusieurs groupes, en provoquant l'apparition d'espèces nouvelles. Cette idée est toute récente, mais peut-être qu'elle sera plus largement confirmée dans l'avenir et nous permettra de comprendre le mécanisme au moyen duquel certains nombres de chromosomes, observés dans quelques groupes, ont pris naissance.

Pour ce qui est du genre Narcissus *nous ne savons pas encore si la polyploïdie secondaire est ou n'est pas responsable de l'apparition de formes nouvelles.*

Chez *Narcissus pseudonarcissus* L., dont le nombre fondamental est 7, on trouve quelques variétés à 22 chromosomes : «Bicolor Victoria» (de Mol, 1922), «Buttonhole» (de Mol, 1922), «Empress» (Nagao, 1919) et «Grandee (Nagao, 1929); les observations de Nagao (1930, 1933) sur la variété «Grandee» montrent que cette forme est hypertriploïde ($3n + 1$). S'il en est ainsi, peut-être trouvera-t-on l'un des chromosomes en quadruple dans les cellules somatiques. Si, en effet, un des chromosomes s'y trouve en quadruple, ce qui, à notre avis, est encore à confirmer, cette forme sera triploïde secondaire (simple tétrasomique triploïde). Cependant, si l'on tient compte de l'instabilité des triploïdes, provoquée par les anomalies des divisions

de réduction, il est certain que des formes stables ne pourront pas provenir de ces mêmes triploïdes au moyen de la polyploïde secondaire. À ce point de vue, les tétraploïdes ont une plus grande valeur puisqu'ils peuvent conduire à l'établissement de formes stables.

Chez ce même *N. pseudonarcissus,* Nagao (1929) a trouvé, pour la variété «Golden Spur», 30 chromosomes. Ce nombre doit être dérivé de celui d'une forme tétraploïde, $4x = 28$. Cependant, on ignore si le nombre 30 provient de la répétition de quelques chromosomes ou si les deux chromosomes surnuméraires ont été engendrés par fragmentation ou par une autre variation.

Chez *Narcissus tazetta* on trouve des formes hypertriploïdes ; leur formation est peut-être due à la fragmentation ou à l'hybridation.

Il faut avouer, d'après ces faits, que nous ignorons encore si la polyploïdie secondaire peut, ou non, produire de nouvelles formes, chez les narcisses.

3 — Théorie de la fusion de Jaretzky (1)

Après avoir étudié caryologiquement la famille des *Crucifères* et celle des *Polygonacées,* Jaretzky est arrivé à conclure que la polyploïdie et la soudure bout à bout des chromosomes jouent un grand rôle dans les processus évolutionnaires. D'après cet auteur, les formes qui possèdent de grands chromosomes ont été engendrées, par duplication (polyploïdie) suivie de la soudure, bout à bout, des éléments des paires de chromosomes homologues mis en présence, en partant d'autres formes qui ont des chromosomes plus petits. Ainsi, les espèces portant de grands chromosomes, tout en étant diploïdes quant au nombre, sont au fond polyploïdes. De là, la désignation *Verkappte Polyploïdie* que Jaretzky donne à sa théorie. Un autre phénomène, qui se traduit par la diminution progressive des chromosomes, conformément à la théorie de l'«historiation» de Delaunay, agit, d'après Jaretzky, parallèlement aux phénomènes évolutionnaires dont nous venons de parler. La perte de gènes, qui résulte de ce dernier processus, serait compensée par les fréquentes duplications, qui réuniraient une grande quantité d'unités héréditaires.

---

(1) N'ayant pu, malgré nos efforts, nous procurer les travaux de Jaretzky, nos allusions à sa théorie sont donc superficielles. C'est Bruun qui nous les a fait connaître dans son important travail sur le genre *Primula* (Bruun, 1932 *a*, pag. 184).

En faisant la critique de la théorie de Jaretzky, Bruun (1932*a*) dit que, ni dans le matériel même de Jaretzky (*Bunias* et plusieurs *Polygonacées*), ni dans les cas observés par d'autres auteurs (*Empetrum hermaphroditum*, Hagerup, 1927, et *Lilium Martagon*, Heimans, 1928) et présentés par Jaretzky comme des exemples appuyant sa théorie, on n'observe la moindre indication de fusion, entre toutes les paires de chromosomes homologues. Il faut donc rejeter cette théorie.

Nos observations ne sont pas d'accord, non plus, avec la théorie de Jaretzky. En effet, la garniture chromosomique d'une espèce ne peut pas dériver de celle d'une autre espèce au moyen des processus indiqués par cette théorie, et d'ailleurs nous n'avons pas trouvé la moindre apparence de fusion entre tous les éléments de chacune des paires da chromosomes homologues des formes polyploïdes. Bien que ne trouvant pas d'indication de la fusion générale des paires de chromosomes, nous avons vérifié, en tout cas, que la polyploïdie peut être accompagnée de la fusion des éléments de quelques paires de chromosomes homologues. Ainsi, chez *N. bulbocodium*, nous avons trouvé deux formes (São Martinho do Pôrto e Pôrto de Mós) qui n'avaient que 26 chromosomes au lieu des 28 des formes tétraploïdes normales. Parmi les 26 chromosomes, on en trouve deux du type L L, issus de la fusion de deux paires de chromosomes homologues du type L p. *Cardamine pratensis* (2 n = 30) fournit un cas pareil au nôtre ; en effet, d'après Lawrence (1931), il s'agit là d'une forme tétraploïde dont le nombre fondamental est 8. Cet auteur croit que la réduction des chromosomes de 32 à 30 provient de la fusion de deux paires de chromosomes qui ne sont peut-être pas homologues.

Sans vouloir nier les possibilités de la fusion de toutes les paires de chromosomes (théorie de Jaretzky), nous sommes plutôt porté à croire qu'une fusion partielle se produisant après, ou en même temps que la polyploïdie, a lieu plus fréquemment qu'une fusion générale. À notre avis, les deux processus ensemble (polyploïdie et fusion partielle) peuvent provoquer l'apparition de formes nouvelles pourvues de nombres de chromosomes aneuploïdes et de garnitures chromosomiques constituées par quelques éléments de type différent de ceux que l'on trouve chez leurs ancêtres. On peut, sans doute, expliquer, dans bien des cas, l'apparition de nombres de chromosomosomes aneuploïdes, chez des individus de la même espèce ou chez des individus d'espèces voisines, par l'action réunie de ces deux phénomènes.

Il est aussi possible que la polyploïdie accompagnée d'autres altérations des chromosomes (par exemple, la fragmentation) peut également agir dans la différenciation des formes nouvelles. Il est bien possible qu'un pareil processus évolutionnaire ait lieu chez *N. tazetta*.

Nous en concluons donc, que la polyploïdie, associée à la fusion, à la fragmentation et à d'autres altérations structurales des chromosomes, peut jouer un rôle important dans l'évolution du caryotype.

4 — THÉORIE DE LA DUPLICATION ET DE LA PERTE

On sait que les relations entre les nombres de chromosomes des formes d'un certain groupe ne sont pas toujours polyploïdes ; il y a bien des cas où ces nombres sont aneuploïdes, cela veut dire qu'ils forment une série irrégulière, souvent additive. Il faut bien que l'explication du mécanisme de la formation des espèces chez ces groupes soit différente de celle que nous avons exposée pour les polyploïdes.

Pour beaucoup d'auteurs, la cause la plus importante de l'apparition de ces séries est la duplication ou la perte de chromosomes. Ainsi, en partant d'une espèce ayant un nombre gamétique n de chromosomes, des espèces à $n+1$, $n+2$, etc. et à $n-1$, $n-2$, etc., pourraient être engendrées au moyen de la duplication ou de la perte d'un ou de plusieus chromosomes. Ce résultat peut être obtenu, comme le dit Bruun (1932 *a*), par l'un des processus suivants : non-disjonction, non-conjonction, non-séparation, et ségregation d'hybrides.

Cette théorie est particulièrement défendue par Rosenberg (1918) chez *Crepis;* par Mann (1925) chez *Crepis* aussi ; et par Hakanson (1926) chez *Verbascum* et *Celsia*. M. Navachine (1925) l'attaque, et démontre qu'elle n'est pas défendable pour le cas du genre *Crepis*.

Les recherches cytologiques et génétiques ont démontré que ces formes polysomiques, dérivées par duplication de l'un ou de quelques-uns des chromosomes de la garniture normale, ne sont pas équilibrées, ce qui revient à dire qu'elles ont des divisions de réduction anormales et, en conséquence, sont stériles. D'un autre côté, les observations génétiques et cytologiques ont aussi démontré que les formes issues de la fusion de gamètes déficients sont presque toujours non viables. Les faits révèlent, en toute évidence, que les al-

térations de chromosomes, qui servent de base à la théorie, n'ont qu'une petite importance évolutionnaire.

Les nombres fondamentaux connus avec précision jusqu'ici chez les espèces du genre *Narcissus* sont 7 et 10. L'étude comparative des idiogrames des espéces à nombres chromosomiques différents montre, en relation avec la théorie de la duplication et de la perte, que la garniture chromosomique de *N. tazetta* (nombre fondamental 10) ne peut pas avoir pris naissance par la duplication de trois chromosomes, puisque la plupart des chromosomes de *N. tazetta* sont de types tout à fait différents (L., l., P.' et p.) de ceux trouvés dans ces mêmes espèces. Le processus de la perte n'aurait pu, non plus, et pour les mêmes raisons, provoquer l'apparition de la garniture des espèces à 7 chromosomes en partant de celle de *N. tazetta*.

Philps et Collins, cités par Pugsley (1933), étudiant les chromosomes de la section *Ajax*, ont trouvé trois formes, à 15 chromosomes, que Pugsley considère comme des espèces distinctes (*N. minor, N. pumilus* et *N. pallidiflorus*). Ces formes sont peut-être trisomiques et auraient pu prendre naissance par non-disjonction de chromosomes. Nous ignorons si les caractères, par lesquels Pugsley distingue ces espèces les unes des autres, peuvent être attribués à la trisomie ou si, parmi les individus que l'on peut considérer comme apartenent à ces espèces, on trouve des formes à 14 chromosomes. Le premier cas montrerait que la trisomie aurait pu produire des formes nouvelles qu'il serait possible de considérer comme des espèces distinctes. Il est vrai que les trisomiques sont instables et ne produisent pas toujours des plantes ayant le même nombre de chromosomes, mais, puisque les narcisses se multiplient végétativement, ces formes auraient pu s'installer et persister, soit parmi les diploïdes, soit isolément.

Nous n'avons trouvé qu'une forme trisomique chez *N. bulbocodium* var. *nivalis;* celle-ci a probablement été formée par la non-disjonction du chromosome 1 m. Ceci et les observations de Philps semblent montrer que la trisomie est fréquente chez les espèces du genre.

5 — THÉORIE DE LA TRANSFORMATION

Après avoir étudié la variabilité chromosomique dans trois espèces du genre *Crepis* (*C. capillaris, C. tectorum* et *C. Dioscoridis*) dans le but de mettre en évidence les processus qui agissent sur

l'évolution de ce genre, Navachine (1926) finit par attribuer une grande importance au phénomène qu'il nomme transformation et dont il donne la définition suivante : «*Veränderung von morphologischen Merkmalen der Chromosomen, die unbedingt mit der Veränderung der gesamten Kernmasse verbunden ist, oder jedenfalls bestimmte Chromosomen berührt*». D'après lui, toujours, dans la transformation sont compris :

a) *Veränderung der chromosomenlänge (Verlängerung — Elongation, Verkürzung — Abbreviation);*

b) *Veränderung der Chromosomenbreite (Verdickung der Chromosomen — Elargation, Verdünnung der Chrosomen — Attenuation.*

Navachine croit donc, que l'évolution a lieu au moyen de modifications qui affectent la forme des chromosomes et se traduisent, dans quelques cas, par l'augmentation de la masse nucléaire, c'est-à-dire par la création de nouvel idioplasme (allongement et épaississement des chromosomes), et dans d'autres cas par la diminution de la masse nucléaire et, par conséquent, par la perte de gènes (raccourcissement et amincissement des chromosomes).

L'auteur est arrivé à ces conclusions après la découverte de trois races de *Crepis Dioscoridis,* qui diffèrent entre elles par la grandeur des satellites et que l'on peut désigner par les symboles : — —, + — et + +. L'auteur croit que l'un des satellites de la race + +, en perdant de la chromatine, s'est converti en un satellite moins gros du type —, d'où proviendrait une race asymétrique + —. Le croisement de deux individus de cette race aurait donné naissance à une descendance constituée par des individus — —, + — et + +, dans la proportion mendélienne 1 : 2 : 1. Ce phénomène, qui provoque dans la même espèce l'apparition de races distinctes, peut aussi avoir lieu, en dehors des satellites, dans les autres parties des chromosomes, où il est extrêmement plus difficile de la mettre cytologiquement en evidence que chez les satellites, où, grâce à leur petitesse, on peut facilement remarquer la perte de chromatine. Une augmentation de la chromatine pourrait avoir lieu aussi en produisant un accroissement de grandeur des chromosomes. D'après l'auteur, l'accumulation continuelle de ces petites variations aurait conduit à la formation d'espèces nouvelles.

La comparaison des idiogrammes des espèces du genre *Crepis* a permis, plus tard, à Babcock et à Navachine (1930) d'arriver aux conclusions suivantes : Le processus de la transformation n'affecte

pas la garniture chromosomique comme un tout, puisque « *it is evident that corresponding chromosomes must have changed independently of one another, since very often one observes changes in size in opposite directions (A becomes longer, B shorter and vice-versa) or only certain chromosomes change, the others being unaffected.* » Ces auteurs croient que, pendant l'évolution du genre *Crepis,* les altérations des chromosomes ont eu lieu des deux manières, par augmentation et par diminution de chromatine. De cette façon, les espèces les plus différenciées peuvent être pourvues de chromosomes plus courts ou plus longs que les espèces moins différenciées.

Nous pouvons dire, en résumé, que la théorie de la transformation sous-entend que l'évolution agit par perte ou par addition de chromatine; ces deux processus peuvent avoir lieu simultanément dans un même noyau, en affectant, simultanément aussi, des chromosomes différents. Quelquefois, ce n'est qu'un nombre certain et déterminé de chromosomes qui sont altérés, tandis que les autres restent intacts.

6 — THÉORIE DE L'« HISTORIATION »

Après avoir fait l'étude caryologique de quelques espèces des genres *Muscari, Bellevalia* et *Ornithogalum,* Delaunay (1926) conclut que les altérations nucléaires peuvent être classées de la façon suivante (traduction):

I — Unikationen

1 — Altérations du nombre de chromosomes sans que les chromosomes en soient modifiés.

a) Polyploïdie;

b) Polysomie;

c) Élimination de chromosomes.

2 — Fragmentation de chromosomes.

a) Sans l'élimination des parties séparées;

b) Avec l'élimination des parties séparées.

3 — Association de chromosomes *(Chromosomenassoziation).*

4 — Mutation dans le sens de la *Transgenation* des auteurs américains.

II — «Historiations» (Historiationen)

1 — Altérations dans la longueur des chromosomes.

a) Raccourcissement de chromosomes.

α) Sans élimination de chromosomes ;

β) Avec élimination de chromosomes (comme résultat final de ce raccourcissement).

b) Augmentation de la longueur des chromosomes.

2 — Altérations dans le diamètre des chromosomes.

3 — «Historiations» au moyen desquelles ni la grandeur ni la forme des chromosomes ne sont altérées.

III — Révolutions (Revolutionen)

Altérations des chromosomes qui conduisent à la formation de nouveaux caryotypes. (Ce type d'altération n'a pas encore été démontré) (1).

Delaunay n'attribue évidemment pas la même valeur à toutes ces altérations. Ainsi, d'après lui, les *unikationen* conduisent à la formation de nouvelles variétés, les *historiationen* à de nouvelles espèces et les *revolutionen* à de nouveaux genres.

Laissant de côté toutes les critiques que l'on peut formuler sur ces dernières conceptions de Delaunay, nous pouvons dire que sa théorie sous-entend que l'évolution dans les genres *Muscari, Bellevalia* et *Ornithogalum* a eu lieu au moyen d'une diminution de chromatine lente, constante et graduelle, qui s'est traduite par une diminution progressive de la grandeur des chromosomes. Les chromosomes n'en sont pas tous également affectés. Ce long processus historique peut conduire à la disparation de chromosomes, comme résultat final de cette diminution lente et progressive.

Le processus opposé, c'est-à-dire l'allongement progressif des chromosomes, peut avoir lieu aussi dans un certain nombre de lignées évolutives, mais telle n'est pas la voie suivie dans les genres étudiés par Delaunay.

Comme on le voit, la théorie de Delaunay ne diffère pas fondamentalement de la théorie de la transformation de Navachine, puisque leur seule différence vient de ce que, comme le dit Bruun (1932 *a*), « *the latter allows individual variation simultaneously in both directions* ».

Une fois vérifiée l'analogie entre ces deux théories, nous ana-

(1) La parenthèse est de nous.

lyserons ici, dans leur ensemble, leur application au genre *Narcissus*, ainsi que nous l'avons fait pour les autres théories.

M. Navachine (1926) croit, comme nous l'avons déjà vu, que l'un des exemples le plus frappant de la perte lente et graduelle de chromatine subie par les chromosomes est fourni par l'existence de races de *Crepis Dioscoridis* qui diffèrent entre elles par la grandeur des satellites. Nous avons trouvé aussi des cas pareils chez *N. reflexus* et *N. tazetta*. Si, comme le prétend M. Navachine, l'asymétrie des satellites est provoquée par la diminution de chromatine chez l'un d'eux, nous pourrons dire que ce même processus agit dans l'évolution du genre *Narcissus*. Cependant, l'asymétrie des satellites peut être expliquée autrement; nous nous occuperons de cette question lorsque nous examinerons la théorie de la translocation.

En comparant l'idiogramme de *N. reflexus* ou de *N. triandrus* avec celui de *N. bulbocodium* nous constatons qu'ils se ressemblent beaucoup; cependant, tous les chromosomes de *N. bulbocodium* semblent être moins longs que ceux des deux premières espèces. Pour expliquer ces différences, nous pourrons penser que l'idiogramme de *N. bulbocodium* a pris naissance à partir de celui de *N. reflexus* ou de *N. triandrus* par perte de chromatine, ce qui a provoqué une réduction dans la longueur de tous les chromosomes. Les suppositions que nous venons d'émettre auraient pu acquérir un fondement plus solide, si nous avions fait l'étude comparative des dimensions des chromosomes des espèces mentionnées, ce qui n'a pas été fait jusqu'à présent.

7 — THÉORIE DE LA TRANSLOCATION

Cette théorie suppose, comme Bruun (1932 *a*) l'a très bien exprimé, que de nouveaux types cytologiques sont produits par la réorganisation des chromosomes — la quantité d'idioplasme n'étant pratiquemant pas affectée — et que la morphologie de la plante ne présente pas, tout d'abord, une altération correspondante, bien que ces altérations soient très importantes au point de vue évolutionnaire. Les variations structurales des chromosomes sont, d'après Darlington (1932), les suivantes:

1 — Fusion;
2 — Fragmentation;
3 — Translocation;
4 — Déficience ou délection (après la fragmentation);

5 — Réduplication ;
6 — Échange ou translocation réciproque ;
7 — Inversion.

Il semble que quelques uns de ces processus ont agi et agissent encore dans l'évolution de la garniture chromosomique du genre *Narcissus*, comme le démontrent les faits suivants :

1) Fusion — La fusion de chromosomes, en donnant naissance à de nouveaux groupes de « linkage », peut jouer un rôle important dans la différenciation de formes nouvelles. L'existence de ce phénomène a été révélée dans des formes tétraploïdes de *N. bulbocodium* originaires de localités différentes. La fusion bout à bout d'éléments de deux paires de chromosomes L p a provoqué l'apparition de deux chromosomes isobrachiaux L L. Cette fusion a fait baisser le nombre de chromosomes de 28 à 26, et a provoqué l'apparition d'un nouveau type de chromosomes. Ces observations démontrent, comme nous l'avons dit plus haut, que les chromosomes isobrachiaux peuvent, dans plusieurs cas, dériver de chromosomes céphalobrachiaux et, du point de vue phylogénétique, ils peuvent aussi bien être anciens que récents.

2) Fragmentation — Ce phénomène a été mis en évidence chez *N. tazetta*, et nous avons vu qu'il a provoqué l'apparition de formes hyperdiploïdes à 21 (narcisse d'Almalaguez) et à 22 chromosomes (var. *Panizzianus*). Dans le premier cas, un seul chromosome, p p, a été affecté, qui a donné naissance à deux chromosomes du type p. ; dans le second cas, les deux homologues l p ont été affectés et ont donné naissance à deux chromosomes du type l. et deux du type p.. La fragmentation a dû avoir lieu, dans les deux cas, à la hauteur de la constriction cinétique ; de cette façon, les fragments doivent donc correspondre à des branches de chromosomes. Ces fragments ont acquis des constrictions cinétiques sub-terminales et ont persisté depuis, comme des chromosomes autonomes, pendant les mitoses. Ces faits montrent que les chromosomes isobrachiaux peuvent produire, au moyen de fragmentation, des chromosomes céphalobrachiaux.

Le nombre fondamental de *N. tazetta* est dix, et son idiogramme est constitué, principalement, par des chromosomes céphalobrachiaux (L., l., P. et p.), que l'on ne trouve pas dans les autres espèces de *Narcissus*. Comme le nombre fondamental le plus important du genre est 7, il se peut que la garniture chromosomique

de *N. tazetta* soit dérivé de celle d'une espèce à 7 chromosomes, au moyen de certains processus parmi lesquels il faudrait regarder la fragmentation comme l'un des principaux. Il serait très intéressant de chercher à démontrer ce point de vue.

Dans les deux formes que nous avons examinées, la fragmentation n'a pas été accompagnée de la réduplication ni de l'élimination de fragments. Les formes hyperdiploïdes à 21 et à 22 chromosomes ne s'éloigneront donc pas des formes normales puisque, malgré la fragmentation, l'équipement génétique peut être resté inaltéré.

3) Translocation — La translocation a été déduite de l'apparition de races asymétriques + — chez *N. reflexus* et *N. tazetta*. Au lieu de penser, comme M. Navachine (1926), que l'asymétrie des satellites a été produite parce que le plus petit satellite a perdu de la chromatine alors que l'autre est demeuré constant, nous croyons plutôt qu'elle a été produite par la translocation de toute ou de presque toute la chromatine de l'un des satellites dans le satellite du chromosome homologue, qui, de ce fait, est devenu plus gros.

Cette explication ne s'applique pas bien à *N. tazetta* var. *Panizzianus* puisque, dans la race asymétrique de cette espèce, le volume du grand satellite est plus grand que le volume des deux petits satellites réunis. Pour expliquer ce fait, on peut penser que la chromatine, qui est venue grossir le plus grand satellite, n'est pas originaire du satellite du chromosome homologue, mais d'une partie quelconque d'un autre chromosome.

4) Déficience ou délection — Nous avons vu plus haut qu'en comparant l'idiogramme de *N. reflexus* ou de *N. triandrus* avec celui de *N. bulbocodium* on remarque des différences qui s'expliqueront peut-être en supposant que les chromosomes de *N. reflexus* ou de *N. triandrus*, par la perte de chromatine, se sont transformés en chromosomes plus courts. Au lieu d'admettre que ces modifications ont été produites par une perte lente et graduelle de chromatine par les branches des chromosomes, nous pourrons penser aussi que le processus a eu lieu par fragmentation suivie de l'élimination des fragments détachés.

5) Réduplication — Ce phénomène n'a été mis en evidence dans aucune forme du genre *Narcissus*. La composition chromosomique d'un exemplaire de *N. pseudonarcissus* que nous avons observé aurait peut-être pu s'expliquer par réduplication, comme nous l'avons déjà dit. Nous avons néanmoins des raisons de croire que cette plante

est d'origine hybride; nous espérons que de nouvelles recherches nous permettront d'éclaircir ce problème.

6) Échange ou translocation réciproque — Il est très difficile de mettre cytologiquement en évidence cette variation structurale des chromosomes. Son existence, dans le genre *Narcissus,* n'a pas encore été prouvée.

7) Inversion — Il est également très difficile de révéler ce phénomène à moins qu'il n'affecte, comme le dit Bruun (1932 *a*), un chromosome satellitifère. Si l'interprétation que nous avons donnée des chromosomes satellitifères de *N. intermedius* est correcte, les faits observés fourniraient un exemple évident d'inversion.

De cette analyse, on peut nettement conclure que quelques-uns des processus de translocation ont agi et agissent encore dans l'évolution de la garniture chromosomique des espèces du genre, parmi lesquels il faut distinguer:

1) Fusion — Origine des formes de *N. bulbocodium* à 26 chromosomes.

2) Fragmentation — Différenciation des formes de *N. tazetta* à 21 et à 22 chromosomes.

3) Translocation — Origine des races asymétriques + — de *N. reflexus* et de *N. tazetta.*

4) Déficience ou delection — Différenciation de la garniture chromosomique de *N. bulbocodium* à partir de celle de *N. reflexus* ou de *N. triandrus.*

Le phénomène d'échange ou de translocation réciproque n'a pas été démontré et celui de réduplication et d'inversion a été signalé sous réserve.

*

D'après cette rapide analyse des modernes théories cytologiques de l'évolution, nous voyons, d'une façon frappante, combien les phénomènes évolutionnaires sont complexes et combien l'évolution est multiforme. Les théories exposées ont été formulés après l'étude caryologique de plusieurs genres, ou parfois de groupments systématiques supérieurs, appartenant à plusieurs groupes des Phanérogames. Ainsi, le comportement des nombres de chromosomes chez les *Heliantheae,* les *Anthemideae* et les *Chenopodiaceae* a inspiré la théorie de Winge; la caryologie des *Pomoideae* a inspiré la théorie de la polyploïdie secondaire de Darlington et Moffett; la caryologie des *Crucifères* et

des *Polygonacées* a suggéré la théorie de Jaretsky; les genres *Crepis, Verbascum* et *Celsia* ont donné naissance à la théorie de la duplication et de la perte. Le genre *Crepis* a inspiré la théorie de la transformation de Navachine; les genres *Muscari, Bellevalia* et *Ornithogalum* ont suggéré la théorie de l'« historiation » de Delaunay; et les observations sur le comportement caryologique des *Tradescantinae* ont suggéré la théorie de la translocation de Darlington. Le fait que ces théories diffèrent considérablement entre elles montre que l'évolution a suivi, et suit, des voies différentes, variant d'après les groupes observés. Voilà pourquoi les théories proposées ne s'excluent pas les unes aux autres; tout au contraire, il faut les associer toutes intimement pour pouvoir bien comprendre le problème de l'évolution.

L'évolution, considérée dans le grand groupe des Angiospermes, suit plusieurs voies. Dans quelques petits groupes, dans certains genres, il est naturel aussi que l'évolution soit multiforme et que tous, ou presque tous, les processus évolutionnaires agissent, bien que un ou quelques-uns de ces processus y dominent. Le genre *Narcissus* nous offre sans doute un de ces exemples, puisque nous y avons mis en évidence l'apparition de la plupart des processus évolutionnaires connus jusqu'à présent, à savoir:

1) Polyploïdie;
2) Polyploïdie associée à la fusion de chromosomes;
3) Polysomie;
4) Transformation de chromosomes (au sens de Navachine);
5) Translocation: fusion, fragmentation, translocation, déficience (ce phénomène peut expliquer des faits que la théorie de la transformation explique aussi), réduplication (sous réserve) et inversion (sous réserve);
6) Hybridation entre espèces.

Outre ces processus, qui ont été mis en évidence cytologiquement, il faut compter avec un autre extrêmement important dont les expériences génétiques pourront seules prouver l'existence. Il s'agit des mutations de gènes ou mutations factorielles, qui semblent constituer le seul processus qui permette l'évolution dans certains groupes. Nous n'avons pas encore vérifié l'apparition de ces mutations dans le genre *Narcissus;* mais la constance avec laquelle l'apparition se produit dans tous les organismes où on l'a cherché ne nous permet pas de douter qu'elle ne se produise également dans

le genre *Narcissus*. L'apparition de quelques espèces (*N. pseudonarcissus, N. cyclamineus* et *N. minor; N. reflexus* et *N. triandrus; N. scaberulus* et *N. calcicola*) à garnitures chromosomiques semblables montre que ces espèces ont dû être différenciées, en partant des espèces originaires, par mutations de gènes ou bien par ce processus associé à d'autres altérations des chromosomes que la cytologie ne peut mettre en évidence (inversion, échanges réciproques, etc.).

Il est possible que des recherches futures arrivent à prouver l'existence d'autres processus évolutionnaires qui n'ont pas encore été révélés. Avec nos connaissances actuelles, nous pouvons dire que parmi les processus évolutionnaires du genre, les principaux sont les suivants:

1 — Polyploïdie — La polyploïdie a une action très forte sur l'évolution du genre, et elle est responsable, en partie du moins, de l'extraordinaire polymorphisme de *N. bulbocodium, N. pseudonarcissus, N. poëticus, N. tazetta* et *N. jonquilla*. Ce phénomène a très souvent lieu à l'état sauvage; nous pouvons donc supposer qu'il jouera un très grand rôle dans l'établissement futur d'espèces nouvelles; les mutations factorielles et les altération structurales des chromosomes l'y aideront d'ailleurs.

2 — Fusion — Origine des individus de *N. bulbocodium* de S. Martinho do Pôrto et de Pôrto de Mós à 26 chromosomes.

3 — Transformation — Différenciation de *N. bulbocodium* (expliquée aussi par déficience ou délection).

4 — Mutations de gènes (isolées ou associées à un processus quelconque qui n'est pas cytologiquement démontrable) — Différenciation de *N. minor* et *N. cyclamineus* en partant de *N. pseudonarcissus;* de *N. reflexus* en partant de *N. triandrus;* et de *N. calcicola* en partant de *N. scaberulus* ou vice-versa.

(Les processus 1, 2 et 3 ont probablement été accompagnés de mutations factorielles).

Il semble que l'on ne doive pas attribuer une trop grande importance à la polysomie, puisqu'il n'est pas probable que la garniture chromosomique d'une espèce puisse dériver de celle d'une autre espèce par un processus de duplication ou de perte.

Puisque les formes de *N. tazetta* à 21 et à 22 chromosomes, qui sont nées par fragmentation, ne diffèrent pas, quant aux caractères morphologiques, des formes normales à 20, on ne saurait donc attri-

buer une grande importance évolutionnaire à ce processus. La fragmentation peut, cependant, être accompagnée d'élimination de fragments, de translocations, etc., ce qui lui permettra peut-être de jouer un rôle important dans l'évolution de la garniture chromosomique. Et si, comme nous l'avons suggéré, l'idiogramme de *N. tazetta* est dérivé, par ce processus, de celui de quelques unes des espèces à 7 chromosomes, la fragmentation aura vraiment alors une grande importance.

L'hybridation entre espèces a pu produire trois formes — *N. odorus, N. intermedius* et *N. biflorus* - que les taxonomistes considèrent comme des espèces distinctes. Malgré leur stérilité, ces hybrides peuvent se multiplier végétativement; l'hybridation a donc, chez les narcisses, une certaine importance pour l'établissement de formes nouvelles.

*

Ce chapitre aurait dû finir par un essai d'établissement des relations phylogénétiques des espèces du genre. Plusieurs raisons nous empêchent de le faire dès maintenant.

Il nous manque, pour cela, d'avoir fait l'étude caryologique de quelques espèces (*N. poëticus, N. jonquilla, N. juncifolius* et *N. serotinus*). Cette étude devient absolument nécessaire; elle permettra sans doute, en effet, de mettre en évidence des processus évolutionnaires qui, jusqu'ici, n'ont pas encore été signalés et dont nous n'avons pas tenu compte.

Il faut reprendre l'étude des idiogrammes de *N. scaberulus, N. calcicola, N. rupicola* et *N. minutiflorus;* car celle que nous en avions faite est assez imparfaite, puisque nous nous étions borné à l'emploi de la technique de Heitz (1).

Pour l'établissement des relations phylogénétiques, il faut asso-

---

(1) Au cours de nos premières recherches sur les narcisses (A. Fernandes — *Estudos nos cromosomas das Liliáceas e Amarilidáceas*, «Bol. Soc. Brot.», vol. VII, 2.ª série, 1931) nous avons établi que 12 était le nombre somatique de chromosomes de *N. minutiflorus* Willk., *N. scaberulus* Henriq., *N. calcicola* Mend. et *N. rupicola* Duf. Récemment nous avons pu vérifier, par l'emploi de la technique décrite dans ce travail sur les pointes végétatives de la racine, que les espèces ci-dessus ont 14 chromosomes somatiques et non 12. Ainsi, le nombre fondamental 6 n'existe pas dans le genre *Narcissus*. Le résultat de nos dernières recherches sera publié prochainement.

cier aux données fournies par la caryologie, celles que peuvent également fournir la morphologie externe et la distribution géographique. Nous n'avons pas encore pu, jusqu'à présent, étudier la phytogéographie des espèces du genre; nous sommes donc dépourvus de tous renseignements provenant de cette précieuse source d'information.

Ce n'est qu'après l'étude de la caryologie de toutes les espèces et de leur distribution géographique, que nous essaierons d'examiner ce problème.

CHAPITRE VI

La taxonomie du genre « Narcissus » L.

La systématique du genre *Narcissus* a présenté et présente encore quelques difficultés pour ceux qu'elle intéresse. À notre avis, ces difficultés proviennent surtout des faits suivants:

1 — La beauté des fleurs et la facilité avec laquelle on peut cultiver les narcisses les ont fait extrêmement apprécier des horticulteurs et des jardiniers. Les narcisses ont été introduits dans les cultures il y a longtemps, et sont, à présent, répandus dans presque tous les jardins. La valeur commerciale de ces plantes a depuis longtemps encouragé les horticulteurs à obtenir de nouvelles formes, en les soummettant à une culture intense et en provoquant des hybridations, non seulement entre variétés de la même espèce, mais aussi entre individus d'espèces différentes.

De cette façon, d'innombrables formes se sont produites, quelques unes non hybrides et d'autres hybrides, intermédiaires entre des variétés ou entre des espèces. Comme Haworth (1831), le premier taxonomiste qui se soit occupé plus spécialement du genre *Narcissus,* avait un concept de l'espèce très étroit; et, comme il a basé son étude sur du matériel provenant, en grande partie, des jardins, il a donné des noms spécifiques à presque toutes les formes horticoles. On comprend, donc, que Haworth ait distingué 150 espèces dans le genre, et que ses études de taxonomie y aient apporté la première confusion;

2 — Le polymorphisme que l'on remarque dans les cultures a lieu aussi, et assez nettement, dans les conditions naturelles; il est dû

surtout à la polyploidïe et à l'hybridation. Une foule de formes échappées des cultures sont devenues sauvages dans plusieurs localités; ceci a encore aggravé le polymorphisme naturel;

3 — Il est extrêmement difficile de délimiter des espèces dans ce genre; c'est pourquoi, les taxonomistes ont, sur ce sujet, les opinions les plus différentes. Il en est de même pour l'établissement des groupes plus élevés (sections et sous-genres).

Ce que nous venons d'exposer rend la systématique du genre très compliquée; c'est sans doute pourquoi nous n'avons encore aucune monographie récente et complète.

Les opinions des taxonomistes actuels diffèrent beaucoup sur la délimitation des espèces, leur synonymie, leur groupement, la valeur à attribuer aux différents groupes d'espèces et aux caractères utilisés pour définir ces groupes. Il est donc nécessaire de réviser attentivement ce genre pour en éclaircir plusieurs points de la systématique. On peut aisément se rendre compte de cette diversité d'opinions en parcourant les travaux des taxonomistes qui, jusqu'à maintenant, se sont occupés de ce genre.

La monographie de Haworth (1831) a constitué le premier travail sur les narcisses; il y décrit presque toutes les plantes cultivées à son époque dans les jardins d'Angleterre. Haworth distingue 150 espèces, groupées en 16 genres:

1 — Corbularia;
2 — Ajax;
3 — Oileus;
4 — Assaracus;
5 — Illus;
6 — Ganymedes;
7 — Diomedes;
8 — Tros;
9 — Queltia;
10 — Schizanthes;
11 — Philogyne;
12 — Jonquilla;
13 — Chloraster;
14 — Hermione;
15 — Helena;
16 — Narcissus.

Révisant le travail de Haworth, Herbert a réduit à 6 les 16 genres

de cet auteur; il a rejeté comme n'étant pas de bonnes espèces plusieurs des formes qui n'étaient connues que par des figures et a réuni plusieurs des espèces de Haworth en une seule. Ces deux travaux n'ont qu'une importance secondaire pour le but que nous nous proposons.

Plus tard apparaît le travail de Baker, publié d'abord dans le *Gardener's Chronicle* (1869), réimprimé dans le livre de Burbidge *The Narcissus — Its history and culture* (1875) et reproduit, avec beaucoup d'additions et de changements, dans le livre de Baker *Handbook of the Amaryllideae* (1888). C'est une révision du genre qui est devenue classique et sur laquelle sont basés plusieurs des travaux ultérieurs. Contrairement à Haworth et à Herbert, Baker conçoit l'espèce plus largement. Il réduit les 16 genres de Haworth et les 6 de Herbert à un seul, dans lequel il ne distingue plus que 16 espèces. Ces 16 espèces sont réunies en trois groupes, définis par la forme de la couronne, et par le rapport entre sa longueur et celle des divisions périgonéales. Voici la classification publiée dans le *Handbook of the Amaryllideae:*

Magnicoronati — Couronne en forme d'entonnoir ou cylindrique, aussi longue que les divisions périgonéales.

Section I — Corbularia. Divisions périgonéales lancéolées. Etamines longues, unilatérales.

1. N. bulbocodium L.

Dans cette espèce l'auteur distingue les variétés suivantes:

Graellsii Webb.
nivalis Graells.
hedraeantha Webb. et Held.
citrinus Baker.
monophylla Durieu.

Section II — Ajax. Divisions périgonéales oblongues. Etamines plus courtes, droites.

1. N. pseudonarcissus L.

Dans cette espèce l'auteur distingue les sous-espèces suivantes :

muticus Gay.
cyclamineus Haw.
major Curt.
minor L.
bicolor L.
moschatus L.

Mediocoronati — Couronne cupuliforme, ayant presque la moitié de la longueur des divisions périgonéales.

Section III — Ganymedes. Divisions périgonéales réfléchies.

1 N. triandrus L.

Dans cette espèce, Baker distingue, comme sous-espèce, *N. calathinus* Red., *N. reflexus* Brot. y compris ; celui-ci unissant, d'après l'auteur, *N. calathinus* au type.

Section IV — Qeltia. Divisions périgonéales étalées.

1. N. incomparabilis Mill.
   Var. aurantia Haw.
   Var. alba Haw.
2. N. odorus L.
   Var. trilobus L.
   Var. minor Burbidge
3. N. juncifolius Lag.
   Sous-espèce gaditanus Boiss.
   Sous-espèce minutiflorus Willk.
   Sous-espèce rupicola Dufour.

Parvicoronati — Couronne petite, obconique ou cupuliforme.

Section V — Hermione. Couronne à la texture uniforme.

a) Vernal.

1. N. tazetta L.

Cette espèce est très polymorphe; beaucoup de formes (100 en-

virons) ont reçu des noms spécifiques. L'auteur réunit ainsi ces formes :

Série I — Tazettinae bicolores. Périgone blanc; couronne jaune.

Sous-espèce 1. lacticolor
Sous-espèce 2. corcyrensis Herb.
Sous-espèce 3. patulus Lois.
Sous-espèce 4. ochroleucus Lois.

Série II — Tazettinae albae. Périgone et couronne blancs.

Sous-espèce 5. papyraceus Ker.
Sous-espèce 6. Panizzianus Parl.
Sous-espèce 7. dubius Gouan
Sous-espèce 8. canariensis Herb.
Sous-espèce 9. pachybolbos Durieu
Sous-espèce 10. polyanthus Lois.

Série III — Tazetinae luteae. Périgone et couronne jaunes.

Sous-espèce 11. italicus Sims.
Sous-espèce 12. Bertolonii Jord.
Sous-espèce 13. aureus Lois.
Sous-espèce 14. cupularis Salisb.

2. N. intermedius Lois.
3. N. gracilis Sabine
4. N. jonquilla L.
Var. minor Haw.
Var. stellaris Baker.
Sous-espèce N. jonquilloides Willk.

b) Autumnal.

1. N. viridiflorus Schousb.
2. N. serotinus L.
Var. deficiens Herb.
3. N. elegans Spach.

Section VI — Eunarcissus. Couronne scarieuse sur le bord.

1. N. biflorus Curt.

2. N. poëticus L.
Sous-espèce radiiflorus Salisb.

Section VII — Aurelia. Couronne rudimentaire.

1. N. Broussonetii Lag.

Willkomm (1861-1880) présente, dans le *Prodromus Forae Hispanicae,* la classification suivante :

Section I — Corbularia Haw.

N. bulbocodium L.
N. nivalis Grlls.
N. Graëllsii Grlls.
N. Clusii Dun.
N. tenuifolius Salisb.
N. aureus DC.
N. obesus Salisb.

Section II — Ajax Haw.

N. minor L.
N. pseudonarcissus L.
N. major Curt.
N. moschatus L.
N. tortuosus Haw.

Section III — Queltia Haw.

N. rupicola Duf.

Section IV — Ganymedes Haw.

N. triandrus L.
N. cernuus Salisb.
N. pallidulus Grlls.
N. pulchelus Salisb.

Section V — Phylogine Haw.

N. calathinus L.
N. trilobus L.

Section VI — Hermione Haw.

Jonquilleae DC.
N. jonquilla L.
N. jonquilloides Willk.
N. juncifolius Lag.
N. gaditanus Bss. et Reut.
N. serotinus Clus.
N. viridiflorus Schousb.
Tazetteae DC.
N. bifrons Gawl
N. primulinus R. Sch.
N. tazetta L.
N. niveus Lois.
N. polyanthus Lois.

Section VII — Narcissus Haw.

N. poëticus L.

Vient ensuite la classification de Pax publiée, dans l'ouvrage de Engler et Prantl *Die Natürliche Pflanzenfamilien,* en 1899. Cet auteur divise le genre *Narcissus* en deux sous-genres, *Corbularia* et *Eunarcissus,* caracterisés, respectivement, par des fleurs zygomorphes et actinomorphes. Le deuxième sous-genre, *Eunarcissus,* est divisé en 5 sections :

A. Sous-genre — **Corbularia** Haw.
B. Sous-genre — **Eunarcissus** Pax.

Section 1. Ajax Spreng.
Section 2. Ganymedes Schult.
Section 3. Queltia Spreng.
Section 4. Genuini Pax.
Section 5. Hermione Spreng.

K. Richter (1890) suit cette classification dans son *Enumeratio systematica et synonymica plantarum phanerogamicarum in Europa sponte crescentium vel mere inquilinarum.* Dans ce trayail, l'auteur mentionne

les espèces appartenant à chacune des sections de celles que Pax a distinguées :

A. **Corbularia** Haw.

N. bulbocodium L.
Sous-espèce Graëllsii (Webb.)
Sous-espèce nivalis (Graells)
Sous-espèce hedraeanthus (Webb. et Heldr.)
Sous-espèce monophyllus

B. **Eunarcissus**

α. Ajax Haw.

N. pseudonarcissus L.
Sous-espèce abscissus (R. S.)
Sous-espèce cyclamineus (DC.)
Sous-espèce major (L.)
Sous-espèce minor (L.)
Sous-espèce bicolor (L.)
Sous-espèce moschatus (L.)

β. Ganymedes Herb.

N. triandrus L.
Sous-espèce calathinus (L.)

γ. Qeltia Herb.

N. incomparabilis Mill.
N. odorus L.
Sous-espèce trilobus (L.)
Sous-espèce Assoanus (Duf.)
N. juncifolius Lag.
Sous-espèce gaditanus (Bss. et Reut.)
Sous-espèce minutiflorus (Willk.)
Sous-espèce rupicola (Duf.)
N. jonquilla L.
Sous-espèce jonquilloides (Willk.)

δ. Genuini Pax.

N. biflorus Curt.
N. poëticus L.
Sous-espèce radiiflorus (Salisb.)

ε. Hermione Herb.

N. tazetta L.

Série I — Bicolores

Sous-espèce lacticolor (Burb.)
Sous-espèce corcyrensis (Nym.)
Sous espèce patulus (Lois.)
Sous-espèce ochroleucus (Lois.)

Série II — Albae

Sous-espèce papyraceus (Ker.)
Sous-espèce Panizzianus (Parl.)
Sous-espèce dubius (Gouan)
Sous-espèce micranthus (Jord.)
Sous-espèce polyanthus (Lois.)

Série III — Luteae

Sous-espèce italicus (Sims.)
Sous-espèce chrysanthus (DC.)
Sous-espèce aureus (Lois.)
Sous-espèce cupularis (Salisb.)

N. intermedius Lois.
N. viridiflorus Schousb.
N. serotinus L.
Sous-espèce deficiens (Herb.)
N. autumnalis Lk.
Sous-espèce obsoletus (Spach.)

Ascherson et Graebner — *Synopsis der Mitteleuropäischen Flora*, vol. III, pag. 369 (1905-1907) — présentent la classification suivante:

A. **Corbularia**. Fleurs zygomorphes; divisions périgonéales petites, lancéolées.

N. bulbocodium

B. **Eunarcissus**. Fleurs actinomorphes; divisions périgonéales plus larges, elliptiques; couronne variable.

I. Magnicoronati. Couronne grande, presque aussi longue que les segments du périgone.

Section — Ajax.

N. pseudonarcissus
Sous-espèce N. festalis
Sous-espèce N. minor

II. Couronne ayant la moitié, ou un peu moins, de la longueur des divisions périgonéales.

A) Couronne atteignent environ la moitié de la longueur des divisions périgonéales (*Mediocoronati* Baker).

Section — Ganymedes.

N. triandrus
N. calathinus

Section — Queltia

a) Feuilles linéaires

N. incomparabilis
N. odorus

b) Feuilles presque cylindriques ou à demi-cylidriques.

N. juncifolius
Sous-espèce gaditanus Bss. et Reut.
Sous-espèce minutiflorus Willk.
Sous-espèce rupicola Duf.
N. jonquilla

B) Couronne petite jusqu'à très petite, ne dépassant pas, le plus souvent, le $^1/_4$ de la longueur des divisions périgonéales; quand elle atteint $^1/_3$ ou $^1/_2$ de cette longueur les fleurs sont plus ou moins nombreuses (*Parvicoronati* Baker).

Section — Hermione

a) Serotini. Floraison automnale.

N. serotinus

b) Tazettinae. Floraison vernale.

N. tazetta.
Sous-espèce N. lacticolor
Sous-espèce N. patulus
N. ochroleucus
Sous-espèce N. canaliculatus
N. papyraceus
Sous-espèce N. polyanthos
Sous-espèce N. Panizzianus
N. dubius
N. italicus
N. aureus
N. intermedius

Section — Helena

N. poëticus
Sous-espèce angustifolius
N. biflorus

G. Rouy (*Flore de France*, 1912) propose la classification suivante de la tribu *Narcisseae:*

GENRE I — **CORBULARIA.**

C. bulbocodium Haw.
Sous-espèce C. gallica Rouy
Race conspicua Haw.

GENRE II — **NARCISSUS.**

SOUS-GENRE I — **Ajax** Coss. et Germ.

N. pseudonarcissus L.
Sous-espèce I. N. Silvestris Lamk.
Var. geminiflorus
Var. serratus
Race I. N. major L.
Var. Hispanicus
Var. maximus
Race II. N. bicolor L.
Race III. N. minor L.
Race IV. N. candidissimus Redouté
Sous-espèce II. N. moschatus L.
Race I. N. muticus Baker
Race II. N. lorifolius R. et Sch.
Var. anceps
Var. discolor

SOUS-GENRE II — **Queltia** Coss. et Germ.

× N. incomparabilis Mill.
× N. Bernardi DC.
× N. incomparabiliformis Rouy
× N. Juratensis Rouy
× N. abcissus R. et Sch.
× N. Boutignyanus Philippe
× N. lobatus Poir.
× N. odorus L.

× N. infundibulum Poir.
× N. trilobus L.
× N. Buxtoni K. Richter

Sous-genre III — **Ganymedes** Rouy

N. reflexus Brot.
Sous-espèce I. N. Broteroi Rouy
Race I. N. Loiseleurii Rouy
Sous-espèce II. N. capax R. et Sch.
Race I. N. pulchelus Salisb.

Sous-genre IV — **Hermione** Rouy

Section I — Jonquilleae Rouy

N. juncifolius Req.
N. jonquilla L.

Section II — Tazettae DC.

N. Linnaeanus Rouy

1 — Luteiflorae

Sous-espèce I. N. aureus Lois.
Var. xantheus
Sous-espèce II. N. intermedius Lois.
Sous-espèce III. N. italicus Ker.
Race I. N. chrysanthus DC.

2 — Bicolores

Sous-espèce IV. N. subalbidus Lois.
Var. chloroticus
Sous-espèce V N. Gussonii Rouy
Sous-espèce VI. N. ganymedoides Rouy
Sous-espèce VII. N. ochroleucus Lois.
Sous-espèce VIII. N. Redoutei Rouy

Sous-espèce IX. N. Pseudoitalicus Rouy
Var. minor
Var. robustus
Var. pratensis
Sous-espèce X. N. tazetta
Var. Monspeliensis
Var. modestus
Var. neglectus
Var. debilis
Var. discretus
Var. lobatus
Var. discolor
Var. contortus
Var. Mediterraneus
Var. littoralis
Race I. N. patulus Lois.
Race II. N. canaliculatus Guss.
Sous-espèce XI. N. Remopolensis
Var. Antipolensis

3 — Albiflorae

Sous-espèce XII. N. polyanthus Baker
Var. Barlae
Var. hololeucus
Sous-espèce XIII. N. papyraceus Baker
Sous-espèce XIV. N. dubius Baker
Race I. N. glaucifolius Pourr.
Race II. N. micranthus Rouy

Sous-genre V — **Stenaster** Rouy

N. serotinus L.

Sous-genre VI — **Eunarcissus** Baker

N. poëticus L.
Var. sulphureus
Race I. N. radiiflorus Salisb.
Sous-espèce N. biflorus Curt.

Finalement Pax et Hoffmann (1930) adoptent, dans l'édition récente du *Natürliche Pflanzenfamilien* de Engler et Prantl, une nouvelle classification, qui diffère peu de celle proposée d'abord par Pax :

Sous-genre I — **Eunarcissus** Pax. Fleurs régulières; divisions périgonéales larges, le plus souvent elliptiques.

A — Couronne grande, souvent aussi longue que le périgone (*Magnicoronati* Baker).

Section I — Ajax (Salisb.) Spreng.

N. pseudonarcissus L.
N. cyclamineus DC.

B — Couronne ayant, au maximum, la moitié de la longueur du périgone (*Mediocoronati* Baker).

a) Divisions périgonéales réfléchies.

Section II — Ganymedes (Salisb.) Schult.

N. triandrus L.

b) Divisions périgonéales étalées.

Section III — Queltia (Salisb.) Spreng.

N. odorus L.
N. juncifolius Lag.
N. jonquilla L.

C — Couronne petite jusqu'à très petite ayant, au maximum, le 1/4 de la longueur des divisions périgonéales (*Parvicoronati* Baker).

a) Couronne non scarieuse sur le bord.

Section IV — Hermione (Salisb.) Spreng.

N. serotinus L.
N. tazetta L.
N. papyraceus Ker.
N. italicus Ker.
N. aureus Lois.

b) Couronne scarieuse sur le bord.

Section V — Helena (Haw.) Aschers. et Graebn.

N. poëticus L.
N. angustifolius Curt.

Sous-genre II — **Corbularia** (Salisb.) Pax. Fleur irrégulière à cause de la courbure des étamines ; couronne très grande.

N. bulbocodium L.

Après cet exposé nous pouvons discuter : A) de la question du nombre et de la délimitation des espèces du genre ; B) de la diversité des points de vue concernant la valeur systématique attribuée aux groupes d'espèces ; C) de la question des caractères de la morphologie externe employés dans les classifications.

A) Le concept de l'espèce a beaucoup changé dans le temps. Sous l'influence des idées créationnistes, les premiers taxonomistes considéraient l'espèce comme une réalité objective. Ainsi, la phrase de Linné, *species tot numeramus quot diversae formae in principio sunt creatae,* marque bien l'état d'esprit des chercheurs d'alors. Les espèces existent telles qu'elles ont été créées et il n'appartient au taxonomiste que de reconnaître les limites établies par la volonté divine. Mais, comment reconnaître ces limites ? Quels criteriums, quels étalons employer pour définir et délimiter l'espèce ? Le premier criterium sur lequel on s'est basé a été celui des analogies et des différences existant entre les individus. Dans certains cas, ce criterium a donné de bons résultats, car il a permis de fixer des limites à certains groupes d'individus, qui présentaient plus d'analogies entre eux qu'avec d'autres qui étaient considérés comme ap-

partenant à d'autres groupements. Mais, dans d'autres cas, le problème devenait plus compliqué parce qu'il existait des formes de transition entre les différents groupes, qui pouvaient être définies. D'ailleurs, comme le concept des analogies et des différences est purement subjectif, donc variable selon l'opinion des observateurs, il s'est bientôt produit des divergences concernant l'étendue des groupes définis et la valeur des caractères employés pour les définir. Ainsi, des genres, considérés comme homogènes par certains auteurs, ont plus tard été divisés, par d'autres, en deux, trois et plus genres. De même, dans certains groupes d'individus, quelques auteurs ne distinguaient qu'une seule espèce, alors que d'autres en distinguaient un grand nombre. Finalement, beaucoup de taxonomistes ont encore considéré comme sous-espèces, comme variétés ou comme simples formes des groupes d'individus catalogués auparavant comme espèces. Le contraire a été est est encore extrêmement fréquent.

Les groupes que les taxonomistes avaient établis par analogie étaient donc arbitrairement délimités. Cependant, si les espèces existent en tant qu'entités concrétes, et realités objectives, le besoin de trouver un autre criterium qui nous permît de les reconnaître et de les délimiter s'imposait. Alors est apparu le criterium physiologique d'espèce contenu dans la définition de Cuvier: «appartiennent à la même espèce tous les individus qui en se croisant engendrent des produits fertiles». Ce criterium devait donc être sûr, puisqu'il nous permettait de délimiter l'espèce d'une façon précise et, par conséquent, d'affirmer que tel individu appartient bien à telle espèce.

La désillusion ne se fit pas attendre. En effet, on se rendit bientôt compte qu'en croisant des espèces, considérées comme assez distinctes, on obtenait des produits fertiles. Parmi les cas connus dans le règne végétal, Guyénot cite les suivants : *Antirrhinum majus* × *A. sempervirens; Mirabilis jalapa variegata* × *Mirabilis longiflora tipica; Viola tricolor* × *V. arvensis; Dianthus atrorubens* × *D. carthusianorum; D. atrorubens* × *D. coesius; D. plumarius* × *D. alpestris; Lapa officinalis* × *L. tomentosa;* des croisements d'espèces du genre *Nicotiana;* de *Erophila* et de *Melandryum.* À ceux-ci nous pourrons ajouter des croisements d'espèces de *Primula,* de *Rosa,* de *Crepis,* de *Fragaria,* de *Solanum,* de *Triticum,* de *Digitalis,* de *Aesculus,* de *Saxifraga,* de *Spartina,* de *Brassica,* etc., etc. Des hybrides fertiles peuvent naître du croisement non seulement d'espèces du même genre,

mais aussi d'espèces appartenant à des genres différents. Parmi eux on peut citer les croisements de plusieurs espèces des genres *Triticum* et *Aegilops,* le croisement *Triticum vulgare* × *Secale cereale, Raphanus sativus* × *Brassica oleracea,* etc.

D'autre part, on connait aussi des cas où des hybrides stériles sont issus du croisement de certaines races géographiques de la même espèce ou du croisement de formes apparues par mutation.

Pouvons-nous, en présence de ces faits, considérer le criterium physiologique comme infaillible ? Évidemment non, car nous serions alors portés a bouleverser la taxonomie existente ; souvent il nous faudrait éloigner de simples formes apparues par mutation ou certaines races géographiques et considérer comme appartenant à la même espèce des groupes d'individus qui appartiennent aujourd'hui à des genres différents.

Les criteriums morphologique et physiologique étant défectueux, un autre est apparu que l'on peut nommer criterium chimique, selon quoi tous les individus d'une même espèce possèdent une constitution chimique analogue et différente de celles des individus appartenant à d'autres espèces. Les variétés appartenant à une même espèce ont la même composition chimique que celle du type spécifique. Cependant, les méthodes employées, réactions de précipitation et d'anaphylaxie active ou passive, ont bientôt montré qu'il était très délicat de faire une distinction entre espèces voisines. C'est ainsi que, suivant ce criterium, il faudrait considérer l'homme, le chimpazé, le gorille et l'orang-outang comme appartenant tous à la même espèce. Toujours dans la même ordre d'idées, il deviendrait impossible de distinguir le cheval de l'âne ; pourtant ces animaux, en se croisant, produisent, comme chacun sait, des hybrides stériles. Bien que le criterium chimique soit assez récent encore, nous sommes dès maintenant convaincu que, dans l'avenir, de nouvelles recherches révèleront l'impossibilité de l'appliquer au problème de la délimitation de l'espèce.

Il ressort de cet exposé qu'aucun des criteriums utilisés pour définir l'espèce ne s'est montré probant. Cela était à prévoir puisque l'espèce ne correspond pas à une entité concrète. De nombreux taxonomistes se sont convaincus, à force de travailler sur des espèces et de les classer, qu'elles avaient une existence réelle et ils ont oublié qu'elles n'étaient qu'un produit subjectif de leur esprit. Le concept de l'espèce est donc, malgré toutes les tentatives des taxo-

nomistes, un concept abstrait auquel ne correspond aucune réalité objective. Seul, l'individu existe réellement; partant de là on ne peut que grouper arbitrairement les individus qui présentent certains caractères communs pour en organiser des groupes plus ou moins étendus, selon les criteriums que l'on adopte. L'espèce apparaît donc, selon la phrase de Guyénot, comme étant «une collection, un groupement plus ou moins artificiel des génotypes les plus voisins». Il faut abandonner l'idée d'un criterium d'espèce et reconnaître que les espèces n'existent pas comme groupes naturels, mais seulement comme groupes artificiellement délimités par l'homme. Loin de nous la pensée de nous revolter contre l'idée d'espèce, car nous comprenons combien elle est nécessaire à l'étude des êtres vivants; cependant, la notion que nous en avons est celle qui est exprimée par la phase de Guyénot.

Il n'est donc pas étonnant que les taxonomistes ne soient pas d'accord sur le nombre d'espèces du genre *Narcissus:* Haworth en a distingué 150; Baker, Richter, Ascherson et Graebner, Rouy et Pax réduisent ce nombre à 16 environ; Willkomm en distingue plus de 31; l'*Index Kewensis* en enumère plus de 40; et Pugsley (1916 et 1933) distingue 9 et 27 espèces, respectivement, dans deux groupes d'individus que Baker, Richter, Ascherson et Graebner, etc. considèrent comme ne formant que deux espèces (*N. poëticus* L. et *N. pseudonarcissus* L.).

D'après les critériums de Baker, Richter, Ascherson et Graebner, Rouy et Pax, nous pourrons admettre les groupes d'individus suivants bien distincts les uns des autres:

1. N. bulbocodium L.
2. N. pseudonarcissus L.
3. N. triandrus L.
4. N. tazetta L.
5. N. juncifolius Lag. et N. jonquilla L
6. N. viridiflorus Schousb.
7. N. serotinus L.
8. N. poëticus L.
9. N. Broussonetii Lag.

Nous n'avons pas mentionné, dans cette liste, *N. incomparabilis, N. intermedius, N. biflorus, N. odorus* et *N. gracilis,* parce que ces

espèces ont probablement pris naissance par l'hybridation d'individus appartenant à quelques unes des espèces indiquées ci-dessus. Pour les quatre premières, cette origine est démontrée par les caractères caryologiques et par ceux de la morphologie externe ; chez la dernière, ce sont les caractères de la morphologie externe qui le prouvent.

Si nous examinons, séparément, chacun de ces groupes d'individus nous remarquerons qu'ils sont, pour la plupart, très polymorphes et que, par conséquent, il est extrêmement difficile de délimiter chez eux d'autres groupes inférieurs.

Les taxonomistes y ont distingué plusieurs espèces, sous-espèces et variétés selon les critériums qu'ils ont suivis. Ainsi :

1) — Dans le groupe *N. bulbocodium* L., que Baker, Richter, Pax et Ascherson et Graebner considèrent comme une simple espèce, Willkomm distingue 7 espèces (Cf. plus haut).

2) — Dans le groupe *N. pseudonarcissus*, que les mêmes auteurs considèrent comme une simple espèce, Pugsley (1933) distingue 27 espèces, distribuées de la façon suivante :

Section I — Cyclaminopsis

1. N. cyclamineus DC.
2. N. Johnstonii Pugsley

Section II — Pseudonarcissus

Série I — Minores

3. N. asturiensis Pugsley
4. N. Lagoi Merino
5. N. Minor L.
6. N. pumilus Salisb.
7. N. nanus Spach.
8. N. parviflorus (Jord.) Pugsley

Série II — Lutei

9. N. hispanicus Gouan
10. N. longispathus Pugsley

11. N. obvallaris Salisb.
12. N. pisanus Pugsley
13. N. confusus Pugsley
14. N. portensis Pugsley
15. N. nevadensis Pugsley

Série III — Vulgaris

16. N. pseudonarcissus L.
17. N. pallidiflorus Pugsley
18. N. macrolobus (Jord.) Pugsley

Série IV — Nobilis

19. N. Gayi (Hénon) Pugsley
20. N. nobilis Schultes f.
21. N. Leonensis Pugsley

Série V — Albiflori

22. N. moschatus L.
23. N. alpestris Pugsley
24. N. tortuosus Haworth
25. N. albescens Pugsley

Série VI — Bicolores

26. N. bicolor L.
27. N. abscissus Schultes f.

3) — Le groupe de *N. triandrus* est moins polymorphe. C'est pourquoi les divergences sont moindres; quelques auteurs y distinguent une seule espèce, d'autres en distinguent deux : *N. triandrus* L. et *N. reflexus* Brot.

4) — Le groupe de *N. tazetta* est, sans doute, le plus polymorphe du genre, et il présente un polymorphisme bien plus grand que celui du premier et du deuxième groupes. Quelques auteurs anciens y ont distingué presque 100 espèces, tandis que Baker, Richter et Rouy n'en voient qu'une. Ascherson et Graebner les ramènent à 6 :

N. tazetta

N. papyraceus
N. ochroleucus
N. dubius
N. italicus
N. aureus

Un taxonomiste moderne, qui aurait adopté le critérium de Pugsley, en trouverait, sans doute, un nombre bien plus élevé.

5) — Baker, Richter et Ascherson et Graebner considèrent *N. gaditanus* Bss. et Reut., *N. minutiflorus* Willk. et *N. rupicola* Duf. comme sous-espèces de *N. juncifolius* Lag. Les auteurs portugais ne sont pas tout à fait d'accord avec ceux que nous venons de citer. Ainsi, Júlio Henriques voit dans toutes ces sous-espèces des espèces distinctes; Gonçalo Sampaio considère *N. minutiflorus* Willk. et *N. rupicola* Duf. comme des espèces distinctes et *N. gaditanus* Bss. et Reut. comme une variété de *N. jonquilloides* Willd., qu'il croit être synonyme de *N. juncifolius* Lag.; Pereira Coutinho considère comme espèces distinctes *N. gaditanus* Bss. et Reut. et *N. rupicola* Duf., tandis qu'il introduit *N. minutiflorus* Willk. comme sous-espèce de *N. gaditanus* Bss. et Reut. Baker, Ascherson et Graebner, Richter, Pereira Coutinho, etc. considèrent *N. jonquilloides* Willk. comme une sous-espèce de *N. jonquilla* L.; Gonçalo Sampaio (1931) considère cette espèce de Willkomm comme une variété — var. *Willkommi* — de *N. jonquilloides* Willd. Comme cet auteur estime que cette dernière espèce est l'équivalent de *N. juncifolius* Lag., *N. gaditanus* Bss. et Reut. et *N. jonquilloides* Willk. sont, d'après lui, des variétés de cette dernière espèce. N'ayant pas eu l'occasion d'étudier *N. gaditanus* et *N. juncifolius,* nous suivrons ici Gonçalo Sampaio tout en donnant la priorité à l'espèce de Lagasca.

Outre *N. minutiflorus* et *N. rupicola,* il y a, dans la flore portugaise, deux autres formes — *N. scaberulus* Henriq. et *N. calcicola* Mend. — voisines de ces deux espèces, que les auteurs portugais considèrent comme des espèces distinctes. Nous partageons cette opinion et nous pensons que le groupe *N. jonquilla-N. juncifolius* est constitué par les formes suivantes :

N. jonquilla L.
N. juncifolius Lag.
N. minutiflorus Willk.

N. scaberulus Henriq.
N. calcicola Mend.
N. rupicola Duf.

6) — *N. viridiflorus* Schousb. est très caractéristique puisqu'il a le périanthe de couleur verte et tous les taxonomistes sont d'accord à son sujet.

7) — Après avoir mis en évidence la synonymie de *N. serotinus* on arrive à la conclusion suivante : quelques auteurs distinguent, dans ce groupe, deux espèces : *N. elegans* et *N. serotinus*. D'autres n'en voient qu'une seule : *N. serotinus, N. elegans* y compris.

8) — Chez *N. poëticus*, Baker, Richter, Rouy et Ascherson et Graebner distinguent une seule espèce ; Pax en distingue deux (*N. poëticus* et *N. angustifolius*) et Pugsley (1916) 9, distribuées de la façon suivante :

Série I — Poëtici

1. N. poëticus
2. N. verbanensis
3. N. hellenicus
4. N. recurvus
5. N. majalis

Série II — Radiiflori

6. N. radiiflorus
7. N. stellaris.
8. N. poetarum
9. N. exertus

9) — Baker cite encore *N. Broussonetii* Lag., plante très rare trouvée au Maroc. Gay (1858) a fondé avec cette espèce le nouveau genre *Aurelia*. Baker la considère comme appartenant au genre *Narcissus*. Nous suivrons le point de vue de Baker.

Il semble, d'après cet exposé, que dans le genre *Narcissus* l'on ait d'abord différencié un certain nombre de formes correspondant,

d'après quelques auteurs, aux sections actuelles. Plusieurs de ces formes, surtout *N. bulbocodium, N. pseudonarcissus, N. tazetta* et *N. poëticus*, ont eu depuis une évolution rapide qui est loin d'être achevée. Nos connaissances actuelles montrent que les principaux processus évolutionnaires qui ont agi et agissent encore sur chacun de ces groupes sont la polyploïdie seule et la polyploïdie associée aux mutations de gènes et aux variations structurales des chromosomes (fusion et fragmentation). Ces processus ont provoqué l'apparition de nombreuses formes nouvelles, d'où l'intense polymorphisme des groupes que nous venons de citer. Comme, dans ces groupes, la polyploïdie a souvent lieu à l'état sauvage, et que les groupes où, jusqu'à présent, on n'a pas remarqué l'existence de ce phénomène, ne sont pas très polymorphes *(N. triandrus, N. reflexus, N. rupicola, N. scaberulus, N. calcicola* et *N. minutiflorus)*, il est évident que le polymorphisme a été, au moins en grande partie, provoqué par la polyploïdie. Les formes autopolyploïdes récentes diffèrent des diploïdes non par la nature mais par la quantité de leurs gènes ; elles présenteront donc, par rapport aux diploïdes, des différences morphologiques qui proviendront de cette inégalité numérique. C'est pourquoi, les polyploïdes peuvent ressembler aux diploïdes par leurs caractères qualitatifs et s'en éloigner par leurs caractères quantitatifs. L'existence, à l'état sauvage, de polyploïdes possédant divers degrés de polyploïdie atténue la différence des formes, ce qui rend leur délimitation très difficile. Nous pourrons peut-être dire que les groupes de *Narcissus* que nous venons de citer se trouvent dans ces conditions ; ce qui explique la diversité d'opinions concernant la valeur taxonomique de leurs différentes formes.

Dans la suite des temps, la sélection naturelle éliminera les polyploïdes inadaptés, surtout les stériles qui n'ont pas acquis une multiplication végétative leur permettant de lutter avantageusement contre ceux devenus parfaitement fertiles. D'autres polyploïdes, chez qui les chromosomes peuvent subir une différenciation (mutation de gènes, translocations, etc.) permettant la formation de bivalents dans les divisions de réduction, pourront se fixer comme nouvelles espèces tout à fait stables et fertiles. Après l'apparition de ces phénomènes, en admettant l'hypothèse que l'évolution n'est pas continue, il sera possible alors de délimiter plus facilement les différents groupes de formes, ce qui rendrait plus claire la taxonomie du genre.

Les études de Pugsley sur *N. pseudonarcissus* et sur *N. poëticus* seront très utiles, puisque l'étude caryologique comparative des différentes formes qu'il considère comme des espèces, nous aidera à mieux étudier les processus évolutionnaires qui ont agi et qui agissent encore sur ces groupes de narcisses.

B et C) La critique des classifications du genre *Narcissus* montre que Rouy est le seul taxonomiste qui rompe l'unité du genre en le partageant en deux: *Corbularia* et *Narcissus*. Nous sommes d'avis que l'ensemble des caractères de la morphologie externe de *N. bulbocodium* ne justifie pas une pareille prétention. Les caractères caryologiques (nombre et forme des chromosomes) ne la justifient pas davantage. Nous suivrons donc l'opinion de tous les autres taxonomistes (Baker, Willkomm, Ascherson et Graebner, Richter, Pax, etc.), et n'envisagerons qu'un seul genre.

Nous considérons comme quelque peu exagérée la classification de Rouy au point de vue de la division du genre en sous-genres puisque, à notre avis, la plupart de ces groupes ont plutôt la valeur de sections que de sous-genres.

Baker divise le genre en trois groupes (*Magnicoronati, Mediocoronati* et *Parvicoronati*), à cause de la forme de la couronne et des relations existant entre sa longueur et celle des divisions périgonéales. Nous n'admettrons pas cette classification :

1) — D'après le critérium exposé, Baker réunit *N. calathinus* avec *N. pseudonarcissus* et *N. bulbocodium* pour former le groupe *Magnicoronati*. Cependant, *N. calathinus* s'éloigne considérablement de *N. pseudonarcissus* et présente beaucoup d'analogies avec *N. triandrus* (plusieurs auteurs considèrent *N. calathinus* comme une variété de *N. triandrus*) qu'il place, cependant, dans le groupe *Mediocoronati*. En se basant sur les caractères employés par Baker, il faut placer dans des groupes différents deux formes qui, d'après plusieurs auteurs, appartiennent à la même espèce.

2) — D'après les mêmes caractères, Baker place *N. juncifolius* dans le groupe *Mediocoronati* et *N. jonquilla* dans le groupe *Parvicoronati*. Or, il y a tellement d'analogies entre ces deux espèces que l'on ne peut comprendre qu'on les considère comme appartenant à des groupes différents.

3) — Chez *N. jonquilla* on trouve des formes à couronne petite, ce qui les fait considérer comme appartenant au groupe *Parvicoro-*

nati. Cependant, *N. jonquilloides* Willk., que Baker considère comme sous-espèce de *N. jonquilla,* présente une couronne dont la longueur dépasse plus de la moitié de celle des divisions périgonéales. Dans le matériel de nos cultures, les dimensions trouvées ont été : longueur de la couronne 5 — 6 mm. ; longueur des divisions périgonéales 8 — 9 mm.

4) — Baker ne cite pas *N. scaberulus* qui n'était pas encore connu à la date où il a publié son travail. Baker l'aurait peut-être considéré comme sous-espèce de *N. juncifolius,* donc appartenant au groupe *Mediocoronati.* Néanmoins, cette espèce a une couronne presque aussi longue que les segments du périanthe. Il en est de même pour *N. minutiflorus.*

5) — *N. incomparabilis* et *N. odorus,* qui sont hybrides entre des espèces des groupes *Magnicoronati* et *Parvicoronati,* appartiennent au groupe *Mediocoronati.* Ces hybrides étaient groupés avec *N. juncifolius* avec lequel ils n'ont que bien peu d'analogies.

Il devient évident, d'après cela, qu'on ne peut pas maintenir la classification de Baker.

L'auteur divise les trois groupes formulés en sous-groupes que l'on peut considérer comme des sections. Quelques unes sont assez naturelles, ce qui nous permet d'être entièrement d'accord avec l'auteur sur ce point. Mais il n'en est pas de même pour les sections *Queltia* et *Hermione.* Nous ne sommes pas d'accord avec la section *Queltia,* constituée par *N. incomparabilis, N. odorus* et *N. juncifolius* avec ses sous-espèces, par les raisons suivantes :

1) — *N. incomparabilis* est, comme les caractères caryologiques et ceux de la morphologie externe l'indiquent clairement, un hybride entre *N. pseudonarcissus* et *N. poëticus.* Un hybride dont les caractères sont intermédiaires entre ces deux espèces ne peut former un groupe avec *N. juncifolius.*

2) — Les caractères caryologiques et ceux de la morphologie externe indiquent que *N. odorus* est un hybride entre *N. pseudonarcissus* et *N. jonquilla.* On ne peut, non plus, le grouper avec *N. juncifolius* puisque, malgré les analogies de *N. jonquilla* avec *N. juncifolius,* l'hybride en question diffère extrêmement de ce dernier par suite de l'apparition de nombreux caractères de *N. pseudonarcissus.*

Dans la section *Hermione,* on rencontre aussi des espèces d'origine hybride : *N. intermedius* (hybride de *N. tazetta* et *N. jonquilla*) et *N. gracilis* (probablement hybride de *N. poëticus* et *N. tazetta*).

Laissant de côté ces formes hybrides, la section est constituée par les espèces suivantes, distribuées en deux sous-sections :

Vernal	Autumnal
N. tazetta L.	N. viridiflorus Schousb.
N. jonquilla L.	N. serotinus L.
	N. elegans Spach.

La constitution de la sous-section *Vernal* ne nous paraît pas exacte, puisqu'on y trouve réunies deux espèces, *N. jonquilla* et *N. tazetta,* assez différentes par la forme des feuilles, la couleur des fleurs, etc. Au point de vue caryologique, ces deux espèces diffèrent considérablement aussi, puisque *N. jonquilla* a 7 comme nombre fondamental, tandis que *N. tazetta* a 10 ; la morphologie des chromosomes est aussi très différente. Les caractères caryologiques et ceux de la morphologie externe indiquent, d'une façon non équivoque, que *N. jonquilla* est étroitement liée à *N. juncifolius;* ces deux espèces doivent donc être classées dans la même section (1).

Les narcisses de la sous-section *Autumnal* sont très curieux, parce qu'ils sont les seuls fleurissant en automne et que leurs feuilles ne sont pas contemporaines des fleurs. Malgré ces caractères, ce groupe de narcisses est placé, par la plupart des auteurs, dans la section de *N. tazetta.* Tel n'est pas notre avis, car les caractères indiqués sont tellement importants qu'ils justifient (nous le croyons du moins) la formation d'une section distincte. Nous suivrons donc Parlatore (1858) et Gay (1858) qui placent les trois espèces, *N. elegans, N. viridiflorus* et *N. serotinus,* dans une section à part — *Autumnales.* Nous n'avons pas encore pu faire l'étude caryologique de *N. serotinus,* faute de matériel. Nous ignorons donc, si les caractères caryologiques s'accordent ou non avec ce point de vue. Nous essayerons, plus tard, d'éclaircir ce problème.

Pour finir, il faut encore analyser les classifications de Pax, Richter et Ascherson et Graebner qui sont à peu près d'accord entre elles. Nous avons déjà vu que ces auteurs divisent le genre *Narcissus* en deux sous-genres. Le premier, *Corbularia,* caractérisé par ses fleurs zygomorphes et le second, *Eunarcissus,* par ses fleurs actinomorphes.

(1) Nos dernières observations montrent que *N. juncifolius* est pourvu, tout comme *N. jonquilla*, de 14 chromosomes.

Nous sommes entièrement d'accord avec le sous-genre *Corbularia*, puisque *N. balbocodium* est tellement caractéristique (forme du tube du périgone, courbure des etamines qui rend la fleur zygomorphe, grandeur de la couronne, forme des divisions périgonéales, etc.) qu'il doit être distingué comme sous-genre.

Dans ce qui concerne le sous-genre *Eunarcissus* nous ne sommes pas d'accord, parce qu'il nous semble hétérogène, constitué par deux groupes bien distincts: les espèces de la section *Ajax* d'un côté, et les espèces de toutes les autres sections de l'autre. Ainsi, nous ne pouvons pas suivre la division en sous-genres établie par ces auteurs.

Quant aux sections seules *Queltia* et *Hermione* ne nous semblent pas justifiables; la critique que nous avons faite en nous occupant de la classification de Baker vaut également pour elles.

Gonçalo Sampaio nous a communiqué, par lettre, que dans la nouvelle édition de son *Manual da Flora Portuguesa* classe les espèces portugaises du genre en trois groupes, ayant la valeur de sous-genres. Ces sous-genres sont distingués par les caractères suivants :

1 — Etamines aux anthères basifixes.
2 — Fleur zygomorphe (etamines courbées, déjetées d'un côté du périgone), anthères oscillantes, dorsifixes.
3 — Fleur actinomorphe; etamines droites, anthères oscillantes-dorsifixes.

En étudiant les espèces que ne se trouvent pas dans la flore portugaise, nous avons vérifié que cette division peut s'appliquer au genre dans son ensemble.

Ce classement, dans ces trois sous-genres, est, à notre avis, plus naturelle et plus raisonable que tout autre. En nous basant sur les caractères de la morphologie externe et en employant la division en sous-genres proposée par Gonçalo Sampaio, nous avons établi une classification du genre qui nous paraît plus naturelle que celles proposées jusqu'ici. Cette classification, basée exclusivement sur les caractères de la morphologie externe, nous permettra, plus tard, d'étudier les relations entre la caryologie et la systématique. Nous donnons ci-dessous cette classification.

Genre **NARCISSUS L.**

Sous-genre I — **Eunarcissus** Pax. Fleur actinomorphe. Tube du périgone étroit, long, cylindrique ou triquètre;

couronne rudimentaire, médiocre, ou bien développée, plus courte que les divisions périgonéales et beaucoup plus courte que le tube. Etamines droites, inégaux, disposées en deux rangs superposés ; filets du verticille externe courts, soudés au tube jusqu'à près de la partie médiane ou peu au-dessus ; ceux du verticille externe plus longs, soudés au tube jusqu'à près de la gorge ; anthères oscillantes, dorsifixes.

Section I — Aurelia Gay. Tube du périgone cylindrique dans sa partie inférieure, élargi en entonnoir dans la partie supérieur ; divisions périgonéales rélévées en cloche ; couronne rudimentaire à 6 lobes.

N. Broussonetii Lag.

Section II — Autumnales Gay. Floraison automnale. Feuilles subfiliformes ou jonciformes. Scape non contemporain des feuilles, 1 — multiflore. Divisions périgonéales étroites, etalées ; couronne petite.

N. serotinus L.
N. elegans Spach.
N. viridiflorus Schousb.

Section III — Hermione (Salisb.) Spreng. Feuilles larges, linéaires. Spathe multiflore. Tube du périgone allongé, triquètre ; couronne cupuliforme, médiocre, plus courte que la moitié de la longueur des divisions périgonéales.

N. tazetta L.
N. ochroleucus Lois.
N. papyraceus Ker.
N. dubius Gouan.
N. italicus Ker.
N. aureus Lois.

Groupe très polymorphe et très critique au point de vue de la délimitation des espèces.

Section IV — Helena (Haw.) Aschers. et Graebn. Feuilles linéaires-élargies. Spathe généralement uniflore. Tube du périgone comprimé, allongé, presque aussi long que les divisions périgonéales ; couronne petite au bord scarieux.

N. poëticus L.

Pugsley distingue 9 espèces (cf. plus haut).

Section V — Queltia (Salisb.) Spreng. Feuilles étroites, demi-cylindriques ou jonciformes. Spathe 1-multiflore. Fleurs jaunes. Tube du périgone subtrigonal cylindracé ; divisions périgonéales étalées ou légèrement réfléchies, plus courtes que le tube ; couronne cupuliforme, plus courte que les divisions périgonéales ou ayant, à peu près, la même longueur.

N. jonquilla L.
N. calcicola Mend.
N. scaberulus Henriq.
N. rupicola Duf.
N. minutiflorus Willk.
N. juncifolius Lag.

Section VI — Ganymedes (Salisb.) Schult. f. Spathe 2-1-3-flore (1-6-flore, fide Sampaio). Tube du périgone cylindrique dans sa partie inférieure, faiblement élargi dans la partie supérieure ; divisions périgonéales étroites, réfléchies, ayant la même longueur que le tube ou un peu moins ; couronne ample, caliciforme, plus courte que les division périgonéales. Filets très inégaux ; ceux du verticille externe ayant les parties libres très longues.

N. triandrus L.
N. reflexus Brot.

Quelques auteurs considèrent *N. reflexus* Brot. comme une variété de *N. triandrus* L.

Sous-genre II — **Corbularia** (Salisb.) Pax. Spathe uniflore. Fleurs zygomorphes. Tube du périgone obconique, aussi long que la couronne; divisions périgonéales étroites, lancéolées-linéaires. Etamines courbes-ascendantes, déjétées d'un côté; filets soudés au tube par leur base seulement; anthères oscillantes, dorsifixes.

N. bulbocodium L.

Espèce extrêmement polymorphe. Ce polymorphisme est, pour la plupart, causé par la polyploïdie. Haworth distingue 10 espèces et Willkomm 7.

Sous-genre III — **Ajax** Spach. Spathe uniflore. Fleurs actinomorphes. Tube du périgone turbiné ou obconique; couronne grande, tubuleuse ou campanulée, plus longue que le tube; divisions périgonéales ovales ou elliptiques. Etamines droites, subégales; filets inférieurement soudés avec le tube dans une petite étendue, puis libres; anthères sub-basifixes.

N. pseudonarcissus L.
N. minor L.
N. cyclamineus DC.

Ce groupe est extrèmement polymorphe. Haworth y distingue 29 espèces, Willkomm 5 et Pugsley 27 (cf. plus haut).

Formes hybrides qui ont été considérées comme des espèces distinctes :

N. odorus L. = N. pseudonarcissus × N. jonquilla
N. intermedius Lois. = N. tazetta × N. jonquilla
N. biflorus Curt. = N. tazetta × N. poëticus
N. incomparabilis Mill. = N. pseudonarcissus × N. poëticus ?
N. gracilis Sabine = N. tazetta × N. poëticus ?

*

La question de la phylogénie des espèces du genre et celle des relations entre la caryologie et la taxonomie sont réservées pour un nouveau travail que nous avons l'intention de publier prochainement quand nous aurons terminé l'étude caryologique de *N. juncifolius* Lag., *N. jonquilla* L., *N. calcicola* Mend., *N. scaberulus* Henriq., *N. minutiflorus* Willk., *N. rupicola* Duf. et *N. serotinus* L. Nous exposerons alors les raisons qui nous ont conduit à l'établissement de la classification précédente.

CHAPITRE VII

Résumé et conclusions

Nous avons étudié le nombre et le morphologie des chromosomes chez *N. bulbocodium, N. pseudonarcissus, N. cyclamineus, N. pseudonarcissus*×*N. cyclamineus, N. reflexus, N. bulbocodium*×*N. reflexus, N. incomparabilis, N. odorus, N. tazetta, N. biflorus* et *N. intermedius*, en utilisant comme matériel presque exclusivement les pointes végétatives de racine et comme fixataur le liquide de Navachine (modification de Bruun) et comme colorant l'hématoxyline ferrique.

Voici, résumés, les résultats de nos observations :

I — Narcissus bulbocodium L.

1) Le nombre fondamental de cette espèce est 7 et sa garniture chromosomique fondamentale se résume en la formule : $x = 3\,Lp + 1\,lm + 3\,PP$; il est bien possible que l'un des chromosomes, indiqués ici comme étant du type PP, soit satellitifère du type Pp′.

2) Parmi les exemplaires diploïdes normaux de *N. bulbocodium* var. *nivalis* de la Serra da Estrêla, nous avons trouvé un individu trisomique, relativement au chromosome lm ; les caractères morphologiques de ce trisomique n'ont pas été étudiés. Son origine est attribuée à la non-disjonction ou à la non conjugaison du chromosome lm.

3) Les individus des populations de São Martinho do Pôrto et de Pôrto de Mós possèdent 26 chromosomes ayant les caractères indiqués dans la formule : $2n = 2LL + + 8Lp + 4lm + 12PP$. Ces formes, qui sont tétraploïdes pour ce qui est de leur masse chromatique, sont, cependant, aneuploïdes (hipo-tétraploïdes) pour ce qui est du nombre de chromosomes. Le nombre 26 a pris naissance à partir de 28, au moyen de la soudure, bout à bout, des éléments de deux paires de chromosomes Lp, qui ont engendré, à leur tour, deux chromosomes du type LL.

4) L'association ou soudure de chromosomes bout à bout a été très souvent provoquée artificiellement par l'exposition d'êtres vivants à l'action des rayons X, des rayons γ du radium, etc. Nos observations démontrent que ce même phénomène a lieu dans les conditions naturelles, ce qui nous porte à croire que les radiations pénétrantes d'une petite longueur d'onde (rayons γ du radium, radiations cosmiques, etc.), existant en large échelle dans les conditions naturelles, peuvent avoir provoqué la soudure observée.

5) Les chromosomes isobrachiaux peuvent avoir leur origine secondairement au moyen de la soudure bout à bout de chromosomes céphalobrachiaux. Voilá pourquoi les chromosomes du premier type pourront, sous le point de vue phylogénétique, caractériser non seulement de vieilles espèces mais aussi des espèces récentes.

6) La population du Pinhal de Leiria est constituée par des individus pentaploïdes pourvus de 35 chromosomes. On y trouve, au quintuple, les types de chromosomes identifiés dans les formes diploïdes : $5x = 20$ Lp (5 lm y compris) + 15 PP.

7) L'hexaploïdie a été observée dans un exemplaire provenant de Póvoa de Lanhoso. Sa garniture chromo-

somique est issue de la sextuplication de la garniture haploïde :

$6x = 24$ Lp (6 lm y compris) + 18 PP.

8) Jusqu'à présent on connaît, chez *N. bulbocodium* L., des formes diploïdes, triploïdes (Nagao, 1929), tétraploïdes, pentaploïdes et hexaploïdes. Nous ignorons si, dans les conditions naturelles, il existe des formes d'un degré de polyploïdie plus élevé.

9) Les populations de tétraploïdes se présentaient pures, c'est à dire sans mélange de polyploïdes à différents degrés de polyploïdie. Si nous tenons compte des moyens de formation des polyploïdes, ce fait indique que, dans les conditions naturelles, certains polyploïdes sont éliminés, tandis que restent seulement les mieux adaptés aux conditions du milieu.

10) Chez *N. bulbocodium* la polyploïdie apparaît très fréquemment à l'état spontané. Comme les différentes formes polyploïdes diffèrent considérablement entre elles au point de vue des caractères de la morphologie externe, il faut attribuer à la polyploïdie, au moins en grande partie, le remarquable polymorphisme de cette espèce.

11) Les processus évolutionnaires qui ont agi et qui agissent encore sur *N. bulbocodium* sont la polysomie, la polyploïdie et la polyploïdie associée à la fusion partielle de chromosomes.

12) Dans la série polyploïde observée chez *N. bulbocodium* on ne remarque pas une relation régulière entre la polyploïdie et la grandeur des individus. Ainsi, quoique l'ensemble augmente progressivement des formes diploïdes aux pentaploïdes, l'exemplaire hexaploïde est très petit, même plus petit que la forme diploïde. En comparant la grandeur des organes et de leurs parties dans les différentes formes poly-

ploïdes, on constate que quelques organes ont à peu près la même grandeur dans toutes les formes; mais il en est d'autres qui sont plus grands chez les diploïdes; chez les tétraploïdes; chez les pentaploïdes, etc. Or, puisque la grandeur cellulaire augmente des formes diploïdes aux formes hexaploïdes (ce que l'on peut voir en comparant les cellules homologues des pointes végétatives de la racine des différentes formes polyploïdes) et la grandeur d'un organe dépend du nombre de cellules qui le constitue et de leur grandeur, ces faits peuvent s'expliquer en supposant que le nombre de cellules, qui constituent chaque organe ou chacune de leurs parties, ne se maintient pas constant, par rapport à la forme diploïde, mais, au contraire, il varie irrégulièrement dans les différentes formes polyploïdes.

13) Pour le volume des grains du pollen, nous avons obtenu les dimensions suivantes: Environs de Coimbra (2x) 39142 μ^3; São Martinho do Pôrto (4x) 52142 μ^3. Pôrto de Mós (4x) 58922 μ^3. Le volume des grains du pollen est donc plus grand dans les formes tétraploïdes. Les deux formes tétraploïdes diffèrent sur ce point; la différence existant entre elles (6779 μ^3) ne peut être considérée comme dépourvue de signification.

14) En supposant, comme d'ailleurs tout nous porte à le croire, que les dimensions des organes ou de leurs parties dépendent de certains gènes, la variabilité de grandeur des organes et de leurs parties chez les différentes formes polyploïdes s'explique par le fait que notre matériel est hétérogène, constitué par des formes polyploïdes descendant de races de constitution génétique différente.

15) On peut expliquer les petites dimensions de la forme hexaploïde en supposant qu'il s'agit de la forme hexaploïde d'une race homozygotique en ce qui conl cerne les facteurs du nanisme. Pour le démontrer i-

fraudrait trouver d'autres formes hexaploïdes différentes, par leurs dimensions, de l'individu observé.

16) Le mode de formation des polyploïdes chez *N. bulbocodium* n'est pas encore tout à fait certain. Nous présumons cependant que la plupart sont issus du croisement de gamètes haploïdes et polyploïdes, ces derniers étant formés par des irrégularités dans les divisions de réduction, provoquées par les variations des conditions du milieu, surtout par les variations de température.

II — Narcissus pseudonarcissus L.

1) Nous avons trouvé, dans une forme de cette espèce, une garniture chromosomique formée de 11 chromosomes longs et 3 courts ($2n = 4Lp + 2Lm + 2l_1 + 2lp + 1lm\,(A) + 1Pp' + 2Pp$); elle diffère donc de la garniture normale établie par de Mol et Nagao (10 chromosomes longs et 4 courts)

Nous proposons deux hypothèses pour expliquer cette asymétrie nucléaire :

a) Elle a été produite par translocation et réduplication d'un segment d'un chromosome qui, en se fondant avec la branche p' d'un chromosome Pp', a converti celui-ci en un chromosome long (A).

b) La constitution chromosomique trouvée est due à l'origine hybride de la plante, puisqu'une garniture chromosomique ayant la même constitution de celle que nous avons trouvée dans cette forme aurait pu résulter du croisement des gamètes de *N. pseudonarcissus* avec certains gamètes de *N. incomparabilis*.

2) *Narcissus pseudonarcissus* var. *bicolor* est pourvu de 28 chromosomes, ce qui revient à dire que cette variété est tétraploïde. Les types de chromosomes sont les

que ceux que l'on trouve dans les formes diploïdes, ce qui montre que les plantes en question n'ont pas été engendrées par duplication de chromosomes après hybridation de deux espèces différentes.

III — Narcissus cyclamineus DC.

1) Cette espèce a une garniture chromosomique traduite par la formule: $2n = 4\,Lp + 2\,Lm + 2\,lp + 2\,lp + 2\,Pp' + 2\,Pp$.

IV — Narcissus pseudonarcissus × N. cyclamineus.

1) Cet hybride présente un aspect morphologique intermédiaire entre ceux des parents. Comme eux, il présente aussi 14 chromosomes somatiques, morphologiquement définis par la formule indiquée ci-dessus pour *N. cyclamineus*.

V — Narcissus reflexus Brot.

1) Cette espèce possède, comme nos premières observations le montrent, 14 chromosomes somatiques. Sa garniture chromosomique est représentée par la formule: $2n = 6\,Lp + 2\,lm + 2\,PP + 2\,Pp' + 2\,Pp$.

2) L'exemplaire observé est asymétrique quant à la grandeur des satellites. Il appartient, d'après la désignation de M. Navachine, à la race $+-$. Nous ignorons s'il existe, dans cette espèce, les deux autres races symétriques $++$ et $--$, théoriquement attendues. Puisque chez *N. reflexus* il existe des formes longystilées, médiostilées et brevistilées, nous suggerons l'hypotèse qu'il existe peut-être quelque relation entre l'hétérostilie et la constitution nucléaire. Nous réservons la solution de ce problème à un travail ultérieur.

3) M. Navachine croit que les races asymétriques $+-$ ont

été produites, en partant des races symétriques ++, au moyen de la perte de chromatine subie, lentement et graduellement, par l'un des satellites. Au contraire, nous supposons que le satellite le plus gros a été produit par la translocation de toute ou de presque toute la chromatine de l'un des satellites dans l'autre.

VI — Narcissus bulbocodium × N. reflexus.

1) Cet hybride, trouvé par la première fois à l'état spontané, est, morphologiquement, intermédiaire entre les parents.

2) Comme les progéniteurs, il présente aussi 14 chromosomes somatiques. Grâce à la différence de longueur des chromosomes des parents il a été possible d'identifier, chez l'hybride, les chromosomes des deux parents. Ceci montre que, chez les hybrides, les chromosomes maintiennent leur individualité et leurs caractères morphologiques, ce que, d'ailleurs, plusieurs auteurs ont déjà vérifié.

VII — Narcissus incomparabilis Mill.

1) L'exemplaire étudié est pourvu de 14 chromosomes somatiques : $2n = 6Ll + 3Lp + 1li + 1lp + 2Pp' + 1Pp$.

2) L'asymétrie nucléaire tend à montrer que la plante étudiée est d'origine hybride, ce qui est d'accord avec l'opinion de quelques taxonomistes (Fiori et Paoletti, Rouy, etc.), qui considèrent cette espèce comme un hybride de culture, produit par le croisement de *N. pseudonarcissus* et de *N. poëticus*. Le fait que Nagao a trouvé, dans les divisions de réduction des formes diploïdes et triploïdes, respectivement 7 bivalents et 7 trivalents ne justifie pas cette assertion. Comme beaucoup de taxonomistes voient en *N. incomparabilis* une

espèce distincte, et comme Ascherson et Graebner disent que les hybrides de *N. pseudonarcissus* et de *N. poëticus* sont morphologiquement semblables à *N. incomparabilis* (ils ne s'en distinguent nettement pas), nous présumons, pour expliquer les résultats des observations de Nagao et les nôtres, qu'il existe une espèce pure — étudiée par Nagao — et que l'exemplaire que nous avons étudié était un hybride de *N. pseudonarcissus* et de *N. poëticus*.

VIII — Narcissus odorus L.

1) Le nombre somatique des chromosomes de cétte espèce est 14 et non pas 10, comme nous l'avions d'abord établi (Fernandes, 1931 *a*, *b*). Ce nouveau nombre concorde avec celui que Nagao a recémment déterminé (1933).

2) Les caractères de la morphologie externe, le nombre et la forme des chromosomes montrent que *N. odorus* est un hybride de *N. pseudonarcissus* et de *N. jonquilla*.

IX — Narcissus tazetta L.

1) Dans une forme à fleur double, provenant d'Almalaguez, nous avons trouvé 21 chromosomes aux caractères morphologiques indiqués par la formule : $2n = 4L. + 2lm + 2lp + 2l. + 4P.' + 1pp + 6p.$ Cette forme hyperdiploïde a été produite par la fragmentation de l'un des chromosomes p p, qui en a ainsi produit deux du type p.

2) *N. tazetta* var. *Panizzianus* a 22 chromosomes somatiques aux caractères morphologiques indiqués par la formule : $2n = 4L. + 2lm + 4l. + 2P.' + 2P. + 2pp + 6p.$ La comparaison des plaques équatoriales du narcisse d'Almalaguez avec celles de la variété *Panizzianus* montre que ces formes à 22 chromosomes ont pris naissance, en partant de celles à 20, par la frag-

mentation, à la hauteur de la constriction cinétique, des deux homologues de la paire de chromosomes du type 1p ; cette paire de chromosomes ayant ainsi engendré deux chromosomes du type 1. et deux du type p.

3) L'acroissement du nombre de chromosomes, dans les formes à 21 et à 22 chromosomes, peut ne pas avoir provoqué l'augmentation de la quantité des gènes par rapport à celle des formes diploïdes qui les ont engendrées.

4) Nos observations, qui montrent que *N. tazetta* var. *Panizzianus* à 22 chromosomes dérive d'une forme à 20 au moyen de la fragmentation de deux grands chromosomes, s'accordent avec celles de Nagao (1933). Cet auteur démontre aussi que les formes à 22 chromosomes qu'il a observées ont la même origine.

5) Chez *N. tazetta* var. *Panizzianus* on rencontre des formes qui diffèrent les unes des autres par la grandeur des satellites Ainsi, chez quatre individus étudiés, nous en avons trouvé deux de la race symétrique — — et deux de la race asymétrique + —. Ces observations montrent que les races — — sont viables, contrairement à ce que pense S. Navachine pour *Galtonia candicans* et M. Navachine pour *Crepis Dioscoridis*.

6) Dans un autre exemplaire à fleur double nous avons trouvé 30 chromosomes, ce qui montre qu'il s'agit d'un triploïde comme les variétés «Yellow Prince», «Chinese Sacred «Lily», «Soleil d'Or» et Wild growing form» étudiées par Nagao.

7) Les recherches de Nagao montrent que le nombre fondamental de *N. tazetta* est 10 et non 5, comme nous l'avions précédemment établi (Fernandes, 1931 *a, b*). L'établissement du nombre fondamental 5 a été fait, dans nos premières recherches, d'après l'observation

d'une métaphase et d'une anaphase à 10 chromosomes. Étant donné que ces observations ont été faites dans des cellules de jeunes ovules, avec la technique de Heitz, nous croyons que les cellules examinées ont appartenu au sac embryonnaire, c'est à dire à un tissu haploïde. Ainsi le nombre 10, établi comme nombre somatique, ne sera qu'un nombre gamétique. Cette explication est plus vraisemblable que celle de Nagao ; celui-ci, voulant expliquer nos résultats, croit que nous avons examiné une plante haploïde.

8) Les variations chromosomiques mises en évidence chez *N. tazetta* sont la polyploïdie, la fragmentation et la translocation ; cette dernière variation est mentionnée sous réserve.

9) Dans les cas de fragmentation que nous avons observés la rupture a eu lieu à la hauteur de la constriction cinétique. Les fragments, qui correspondent ainsi à des branches de chromosomes, entrent, d'après la classification de Bruun, dans la catégorie des hemichromosomes. Ces fragments ont acquis des constrictions cinétiques sub-terminales en se comportant, pendant les mitoses, comme des chromosomes autonomes.

10) Nos observations sur la fragmentation de chromosomes, chez le narcisse d'Almalaguez, s'accordent avec l'opinion de Lewitsky et Araratian (1931), d'après laquelle la rupture d'un certain chromosome en un certain point est déterminée, non par les conditions générales quelconques existant dans la cellule, mais bien par l'action de conditione localisées près du point du chromosome où la fragmentation aura lieu.

11) L'existence de la translocation est douteuse. On l'infère du fait qu'on y trouve des races asymétriques $+-$, où le satellite le plus gros a une masse chromatique bien plus grande que celle du plus petit satellite. À

notre avis, l'asymétrie des satellites a été produite, dans ce cas, par la translocation d'un peu de chromatine qui, en se séparant d'un chromosome, s'est fondue à l'un des satellites.

X — Narcissus biflorus Curt.

1) L'exemplaire examiné a 17 chromosomes et non 24 comme les individus étudiés par Stomps (1919) et Nagao (1933).

2) Le nombre et la forme des chromosomes démontrent clairement que *N. biflorus* est un hybride provenant du croisement de *N. tazetta* et de *N. poëticus*, ce qui confirme l'opinion de Hénon, Fiori et Polletti, etc.

3) La différence entre nos résultats et ceux de Stomps et de Nagao, au sujet du nombre de chromosomes, vient de ce que ces auteurs ont examiné une forme résultant du croisement d'un gamète diploïde de *N. poëticus* avec un gamète haploïde de *N. tazetta* ($14+10=24$) et de ce que nous avons observé une forme provenant du croisement de gamètes haploïdes des deux espèces parentes ($7+10=17$).

XI — Narcissus intermedius Lois.

1) Cette espèce possède, comme Nagao l'a récement déterminé, 17 chromosomes dans les cellules des pointes végétatives de la racine.

2) Le nombre et la forme des chromosomes confirment l'opinion des taxonomistes (Burbidge, Fiori et Paoletti, etc.) qui considèrent cette espèce comme un hybride de *N. tazetta* et de *N. jonquilla*.

3) Les deux chromosomes satellitifères P.' ont la tête peu volumineuse et des satellites d'un diamètre à peu près égal à celui du corps du chromosome, ce qui

nous porte à croire que ces chromosomes représentent, peut-être, des cas d'inversion, semblables à ceux que Bruun (1932 *a*) a mis en évidence dans quelques espèces du genre *Primula*.

XII — Dans le but de mettre en évidence les processus qui ont agi et agissent encore dans l'évolution du genre *Narcissus*, nous avons passé en revue toutes les théories cytologiques modernes de l'évolution, en cherchant celles qui pourraient nous expliquer les relations chromosomiques existant entre les différentes espèces du genre. Voici les résultats obtenus :

1) La polyploïdie, provoquée par la fusion de gamètes haploïdes et polyploïdes entre eux, a agi et agit encore profondément dans l'évolution du genre. Elle est responsable, en partie au moins, de l'extraordinaire polymorphisme de *N. bulbocodium*, *N. pseudonarcissus* et *N. poëticus*. Comme son apparition à l'état spontané est extrêmement fréquente ; que la plupart des narcisses ont la particularité de se multiplier végétativement ; et que les polyploïdes sont généralement plus vigoureux que les diploïdes, on doit estimer grande l'importance qu'elle aura dans l'établisement d'espèces nouvelles. La polyploïdie sera peut-être aidée par des mutations factorielles et par des altérations structurales des chromosomes qui s'exerceront, simultanément avec la polyploïdie, ou après l'apparition de cette dernière. Le fait que beaucoup de formes polyploïdes de *N. bulbocodium*, *N. pseudonarcissus*, etc. ont été considérées comme des espèces distinctes par beaucoup de taxonomistes est en faveur de cette opinion.

2) Nos connaissances actuelles sur la caryologie du genre *Narcissus* ne prouvent pas que la polyploïdie secondaire ait agi sur la différentiation de formes nouvelles.

3) La polyploïdie accompagnée de la soudure, bout à bout, de quelques éléments de paires de chromosomes ho-

mologues peut produire des nombres de chromosomes aneuploïdes et provoquer l'apparition de nouveaux types de chromosomes. Beaucoup de nombres, connus à présent dans le règne végétal et dont les relations sont obscures, trouveront peut-être leur explication dans les phénomènes ci-dessus indiqués.

4) Les connaissances acquises jusqu'à présent ne montrent pas que les deux nombres fondamentaux connus, 7 et 10, puissent dériver l'un de l'autre au moyen de duplication ou perte de chromosomes.

5) On pourra expliquer, par la théorie de la transformation de M. Navachine, les différences existant entre la garniture chromosomique de *N. bulbocodium* et celles de *N. triandrus* et *N. reflexus*.

6) En connexion avec la théorie de la translocation de Darlington, les variations chromosomiques suivantes ont été mises en évidence :

a) Fusion : Origine des formes de *N. bulbocodium* à 26 chromosomes.

b) Fragmentation : Origine des formes hyper-diploïdes de *N. tazetta* à 21 et 22 chromosomes.

c) Translocation : Nous attribuons à ce phénomène l'origine des races asymétriques + — de *N. reflexus* et de *N. tazetta*.

d) Déficience ou délection : Les différences existant entre l'idiogramme de *N. bulbocodium* et ceux de *N. triandrus* et de *N. reflexus* peuvent s'expliquer aussi par ce phénomène.

e) Inversion : L'aspect spécial des chromosomes satellitifères de *N. intermedius* est attribué à ce phénomène.

Ces faits montrent bien que les différents processus de translocation agissent sur l'évolution du genre *Narcissus*.

XIII — Il faut attribuer aux mutations de gènes (isolées ou associées à quelque processus de translocation non démontrable cytologiquement) la différentiation de *N. minor* et de *N. cyclamineus* à partir de *N. pseudonarcissus* et celle de *N. reflexus* à partir de *N. triandrus*.

XIV — L'hybridation d'espèces a provoqué l'existence de trois formes — *N. odorus, N. biflorus* et *N. intermedius* — qui ont été considérées par beaucoup de taxonomistes comme des espèces distinctes.

XV — Aucune des classifications proposées jusqu'à présent pour le genre *Narcissus* ne nous satisfait complètement. C'est pourquoi nous les critiquons et en présentons une autre.

XVI — Faute de quelques données caryologiques importantes nous réservons l'étude des relations entre la caryologie et la systématique pour un travail ultérieur.

BIBLIOGRAPHIE (1)

* Afzelius (K.), 1925. — «Embryologische und zytologischen Studien in *Senecio* und werwandten Gattungen». — *Acta Horti Bergiani*, VIII, 123–220.

Anderson (E.), 1931. — «The chromosome complements of *Allium stellatum* and *Nothoscordum bivalve*». — *Ann. of Missouri Bot. Gard.*, XVIII, 465–467.

Anderson (E.) and Diehl (D. G.), 1932. — «Contributions to the *Tradescantia* problem». — *Journ. of the Arnold Arboretum*, XIII, 213–231.

Anderson (K.) and Gairdner (A. E.), 1931. — «Interspecific crosses in the genus *Dianthus*». — *Genetica*, XIII, 77–112.

Arber (A.), 1920. — «Studies on the binucleate phase in the plant-cell». — *Journ. Royal Microsc. Soc.*

---

(1) Nous signalons d'un astérisque tous les travaux dont nous ne connaissons que les résumés.

Ascherson (P.) und Graebner (P.), 1905–1907. — «Synopsis del mitteleuropäischen Flora», III. — Leipzig.

Avdulov (N.P.), 1931. — «Karyo-systematische Untersuchungen über die Gramineen». — *Fifth internat. Bot. Congr. Cambridge. Report of Proceedings*, 247.

Avery (P.), 1929. — «Chromosome number and morphology in *Nicotiana*. — IV. The nature and effects of chromosomal irregularities in *N. alata* var. *grandiflora*». — *Univ. Calif. Publ. Bot.*, XI, 265-284.

Babcock (E. B.), 1931. — «Cyto-genetics and the species concept». — *Fifth intern. Bot. Congr. Cambridge. Report of Proceedings*, 216.

Babcock (E. B.) and Clausen (R. E.), 1918. — «Genetics in relation to Agriculture», 1ère edition. — New-York.

Babcock (E. B.) and Nawaschin (M.), 1930. — «The genus *Crepis*». — *Bibliogr. Genet.*, IV, 1–90.

Baker (J. G.), 1888. — «Handbook of the *Amaryllideae*». — Londres.

Baur (E.), 1930. — «Einführung in die Vererbungslehre», 11ème édition. — Berlin.

—— 1931. — «O problema da evolução visto à luz das novas investigações». — *Bol. Soc. Brot.*, VI (2ème série).

—— 1932. — «Artumgrenzung und Artbildung in der Gattung *Antirrhinum*». — *Zeitschr. Ind. Ab. Ver.*, LXIII, 256–302.

Belling (J.), 1925. — «The origin of chromosomal mutations in *Uvularia*». — *Journ. of. Genet.*, XV, 245–266.

Blackburn (K. B.), 1931. — «Polyploidie whithin the species». — *Fifth internat. Bot. Congr. Cambridge. Report of Proceedings*, 234.

Blakeslee (F.) and Belling (J.), 1924. — «Chromosomal mutations in the Jimson Weed, *Datura Stramonium*». — *Journ. of Heredity*, XV, 195–206.

Blakeslee (A. F.), 1929. — «Cryptic types in *Datura* due to chromosomal interchange and their geographical distribution». — *Journ. of Heredity*, XX, 177–190.

Borgerstam (E.), 1922. — «Zur Cytologie der Gattung *Syringa*». — *Arch. für Bot.*, XVII.

Bremer (G.), 1929. — «The cytology of *Saccharum*». — *Proceedings of the third Congr. of the Intern. Soc. of Sugar Cane Technologists.*

—— 1932. — «On the somatic chromosome numbers of sugar cane forms and the chromosome numbers of indigenous indian canes». — *Fourth Congr. Intern. Soc. Sugar Cane Technologists.* — Puerto Rico.

Breslawetz (L.), 1926. — «Polyploide Mitosen bei *Cannabis sativa* L.» — *Ber. d. Deut. bot. Gesell.*, XLIV, 498–502.

Bruun (H. G.), 1930. — «The cytology of the genus *Primula* (a preliminary report)». — *Sv. Bot. Tidskr.*, XXIV.

—— 1931. — «On chromosome fragmentation in *Primula*». — *Fifth Intern. Bot. Congr. Cambridge. Report of Proceedings*, 243–246

—— 1932 *a*. — «Cytological studies in *Primula* with special reference to the relation between the karyology and taxonomy of the genus». — *Symbolae Botanicae Upsalienses*, I, 1–239.

—— 1932 *b*. — «A theory on the cytologically irregular species *Viola canina* L.». — *Hereditas*, XVI, 63–72.

—— 1932 *c*. — «Studien an heterostylen Pflanzen. — I. Versuch einer Verknüpfung von Chromosomenzahl und Heterostylie». — *Sv. Bot. Tidskr.*, XXVI.

Burbidge (F. W.) and Baker (J. G.), 1875. — «The *Narcissus*. Its history and culture». — Londres.

Celestino da Costa (A.) e Roberto Chaves, 1921. — «Manual de técnica histológica». — Lisbonne.

Chamberlain (C. J.), 1915. — «Methods in plant histology», 3ème édition. — Chicago.

Coutinho (A. X. P.), 1913. — «A Flora de Portugal». — Lisbonne.

Curtiss (W. C.), 1929. — «X-rays produces two types of genetic changes». — *Journ. of Heredity*, xx, 242.

Darlington (C. D.), 1925. — «Chromosome studies in the *Scilleae*». — *Journ. of Genet.*, xvi, 237–251.

—— 1928. — «Studies in *Prunus* I and II». — *Ibid.*, xix, 213–256.

—— 1929. — «Meiosis in polyploids II». — *Ibid.*, xxi, 17–56.

—— 1932 *a*. — «Chromosomes and plant-breeding». — Macmillan and C.° — Londres.

—— 1932 *b*. — «Recent advances in cytology». — J. and A. Churchill. — Londres.

* Delaunay (L. N.), 1923. — «Comparative caryologie observation of forms of *Muscari* Mill. and *Bellevalia* Lapeyr.» (original russe). — *Monitor Tiflis Bot. Gard.*, i, 24.

—— 1926. — «Phylogenetische Chromosomenverkürzung». — *Zeits. f. Zellforsch. u. mikr. Anat.*, iv, 338–364.

Eichhorn (A.), 1931. — «Recherches caryologiques comparées chez les Angiospermes et les Gymnospermes». — *Archives de Botanique*, v, 1–100.

Erlanson (E. W.), 1931. — «The ocorrence and cytology of triploid, aneuploid and partially sterile individuals among roses in the section *Cinnamomeae*». — *Fifth internat. Bot. Congr. Cambridge. Report of Proceedings*, 223.

Fernandes (A.), 1930 *a*. — «Observations anatomiques et cytologiques sur *Narcissus bulbocodium* L.». — *C. R. Soc. Biol.*, cxii, 1267.

—— 1930 *b*. — «Sur le nombre et la morphologie des chromosomes chez quelques espèces du genre *Narcissus* L.». — *Ibid.*, cv, 135.

—— 1930 *c*. — «Sur le nombre et la forme des chromosomes chez *Amaryllis belladonna* L., *Pancratium maritimum* L. et *Ruscus aculeatus* L.». — *Ibid.*, cv, 139.

—— 1930 *d*. — «Le nombre et la morphologie des chromosomes chez *Kniphofia aloides* Moench., *Zephyranthes Lindleyana* Herb. et quelques espèces du genre *Aloë* L.». *Ibid.*, cvi, 567.

—— 1931 *a*. — «Études sur les chromosomes». — *Bol. Soc. Brot.*, vi (2ème série).

—— 1931 *b*. — «Estudos nos cromosomas das Liliáceas e Amaralidáceas». — *Ibid.*, vii (2ème série), 1–122.

Fiori (A.) e Paoletti (G.), 1896. — «Flora analítica d'Itália», i. — Padue.

Frandsen (H. N.) and Winge (O.), 1932. — «*Brassica napocampestris*, a new constant amphidiploid species hybrid». — *Hereditas*, xvi, 212–218.

Gaiser (L. O.), 1930 *a*. — «Chromosome numbers in Angiosperms ii». — *Bibliogr. Genet.*, vi, 171–466.

—— 1930 *b*. — «Chromosome numbers in Angiosperms iii». — *Genetica*, xii, 161–260

Gates (R. R.), 1912. — «Somatic mitoses in *Oenothera*». — *Ann. of Bot.*, xxvi, 933–1010.

—— 1931. — «The cytological basis of mutations». — *Fifth intern. Bot. Congr. Cambridge. Report of Proceedings*, 194.

Gates (R. R.) and Goodwin (M. K.), 1930. — «A new haploid *Oenothera* with some

considerations on haploidy in plants and animals». — *Journ. of Genet.*, XXIII, 123–156.

Gay (J.), 1858. — «Recherches sur la famille des Amaryllidacées». — *Ann. Sc. Nat.*, X (4ème série), 75–109.

* Geitler (L.), 1929. — «Zur Cytologie von *Crepis*». — *Zeits. f. Zellforsch. u. mikr. Anat*, IX, 287–296.

Gerassimow (J. J.), 1902. — «Die Abhängigkeit der Grösse der Zelle von der Menge ihrer Kernmasse». — *Zeits. f. allgemeine Physiol.*, I.

—— 1904. — «Über die Grösse des Zellkerns». — *Beihefte z. Bot. Centralblat*, XVIII.

Goodspeed (T. H.), 1929. — «The effects of X-rays and radium on species of the genus *Nicotiana*». — *Journ. of Heredity*, XX, 243–259.

—— 1931 *a*. — «Mutation — the rôle of quantitative chromosome alteration». — *Fifth intern. Bot. Congr. Cambridge. Report of Proceedings*, 193.

—— 1931 *b*. — «Die Bedeutung von quantitativen Chromosomenveränderungen». — *Die Naturwissenschaften*, XIX, 476–483.

Graëlls, 1859. — «Ramilletes de plantas españolas». — Madrid.

Guilliermond (A.), Mangenot (G.) et Plantefol (L.), 1933. — «Traité de cytologie végetale». — Paris.

Guyénot (E.), 1930 *a*. — «L'Heredité». — Gaston Douin et C.ie, Paris.

—— 1930 *b*. — «La variation et l'évolution». Tome I et II. — *Ibid.*

Hagedorn (A. L.), 1931. — «The causes of the purity of species». — *Fifth intern. Bot. Congr. Cambridge. Report of Proceedings*, 219.

Hagerup (O.), 1927. — «*Empetrum hermaphroditum* (Lge.) Hagerup a new tetraploid bisexual species». — *Dansk, Bot. Arkiv*, V, 1–17.

—— 1928. — «Morphological and cytological studies of bicornes». — *Ibid.*, VI, 1–26.

—— 1932. — «Über Polyploidie in Beziehung zu Klima, Ökologie und Phylogenie. Chromosomenzahlen aus Timbuktu». — *Hereditas*, XVI, 19–40.

—— 1933. — «Studies in polyploid ecotypes in *Vaccinium uliginosum* L.». — *Ibid.*, XVIII, 122–128.

Hakansson (A.), 1933. — «Beiträge zur Polyploidie der Umbelliferen». — *Ibid.*, vol. XVII, 246–248.

Hall (D.), 1931. — «Discussion on the species concept». — *Fifth intern. Bot. Congr. Cambridge. Report of Proceedings*, 209.

Hanson (F. B.) and Winkleman (E.), 1929. — «Visible mutations following radium irradiation in *Drosophila melanogaster*». — *Journ. of Heredity*, XX, 277–286.

Harris (B. B.), 1929. — «The effects of X-rayed males upon mutation frequency in *Drosophila*». — *Ibid.*, XX, 299–302.

Harrisson (J. W. H.), 1931. — «The species concept». — *Fifth intern. Bot. Congr. Cambridge. Report of Proceedings*, 221.

Heilborn (O.), 1924. — «Chromosome numbers and dimensions, species-formation and phylogenie in the genus *Carex*». — *Hereditas*, V, 129–216.

—— 1928. — «Chromosome studies in *Cyperaceae*». — *Ibid.*, XI, 182–191.

—— 1932. — «Aneuploidy and polyploidy in *Carex*». — *Sv. Bot. Tidsk.*, XXVI, 137–146.

Heimans (J.), 1928. — «Chromosomen und Befruchtung bei *Lilium Martagon*». — *Rec. Trav. Bot. Néerland.*, XXV, 138–167.

Heitz (E.), 1926. — «Der Nachweis der Chromosomen. Vergleichende Studien über ihre Zahl, Grösse und Form im Pflanzenreich I». — *Zeits. f. Bot.*, XVIII, 625–681.

Heitz (E.), 1927. — «Geschlechtschromosomen bei *Pellia Fabbroniana* (diöscisch) und *P. epiphylla* (monöcisch)». — *Ber. d. deuts. Bot. Gesell.*, XLV, 607–610.

Henriques (J. A.), 1887. — «Amarillídeas de Portugal». — *Bol. Soc. Brot.*, V (1ère série), 159–174.

—— 1888. — «Aditamento ao catálogo das Amarilídeas de Portugal». — *Ibid.*, VI (1ère série), 45–47.

Hurst (C. C.), 1931. — «The new species concept». — *Fifth intern. Bot. Congr. Cambridge. Report of Proceedings*, 222.

—— 1932. — «The mechanism of creative evolution». — Cambridge.

Huskins (L. C.) and Stanley (G. S.), 1932. — «A cytological study of the genus *Sorghum* Pers. — I. The somatic chromosomes». — *Journ. of Genet.*, XXV, 241–249.

Jamaha (G.), 1931. — «On the rôle of the fixing solutions in the study of chromosomes». — *Fifth intern. Bot. Congr. Cambridge. Report of Proceedings*, 191–192.

Jaretzky (R.), 1927. — «Einige Chromosomenzahlen aus der Familien der *Polygonaceae*». — *Ber. d. Deuts. Bot. Gesell.*, XLV, 48–54.

Jorgensen (C. A.), 1928. — «The experimental formation of heteroploid plants in the genus *Solanum*». — *Journ. of Genet.*, XIX, 133-211.

Kiara (H.) und Ono (T.), 1926. — «Chromosomenzahlen und systematische Gruppierung der Rumex-Arten». — *Zeits. f. Zellforsch. u. mikr. Anat.*, IV, 475–481.

Kornmann (P.), 1930. — «Die Entstehung neuer Pflanzenarten durch Verdoppelung der Cromosomenzahl». — *Natur u. Museum*, LX, 571–577.

La Cour (L.), 1929. — «New fixatives for plant cytology». — *Nature*, CXXIV, 127.

—— 1931. — «Improvements in everyday technique in plant cytology». — *Journ. of Royal micros. Soc.*, LI, 119–126.

Langlet (O.), 1927 *a*. — «Beiträge zur zytologie der Ranunculazeen». — *Sv. Bot. Tidsk.*, XXI, 1–17.

—— 1927 *b*. — «Zur Kenntnis der polysomatischen Zellkern im Wurzelmeristem». — *Ibid*, XXI, 397–421.

—— 1928. — «Einige Beobachtungen über die Zytologie der Berberidazeen». — *Ibid.*, XXII, 169–184.

—— 1932. — «Über Chromosomenverhältnisse und Systematik der *Ranunculaceae*». — *Ibid.*, XXVI, 381–400.

Lawrence (W. J. C.), 1930. — «Incompatibility in polyploids». — *Genetica*, XII, 269–296.

—— 1931 *a*. — «The chromosome constitution of *Cardamine pratensis* and *Verbascum Phoenicium*». — *Ibid.*, XIII, 183–208.

—— 1931 *b*. — «The genetics and cytology of *Dahlia variabilis*». — *Journ. of Genet.*, XXIV, 257–306.

* Lesley (M), 1925. — «Chromosomal chimeras in tomato». — *Americ. Nat.*, LIX, 570.

Lewitsky (G. A.), 1931 *a*. — «The morphology of the chromosomes and its bearing on systematics». — *Fifth intern. Bot. Congr. Cambridge. Report of Proceedings*, 238.

—— 1931 *b*. — «Review of investigations performed at the Cytological Laboratory of the Institute of Plant-Industry in U. S. S. R.». — *Bull. Appl. Bot. Plant. Breeding*, XXVII, 14–17.

—— 1931 *c*. — «The morphology of the chromosomes. — History. Methods. Facts. Theory». — *Ibid.*, 103–174.

Lewitsky (G. A.), 1931 *d.* — «An essay on cytological analysis of the fixing action of the chrom-acetic formalin and the chromic formalin». — *Ibid.*, XXVII, 181–185.

—— 1931 *e.* — «The karyotype in systematics. On the base of karyology of the subfamily *Helleboreae*». — *Ibid.*, XXVII, 120–240.

Lewitsky (G. A.) and Benetzkaia (G. K.), 1931. — «Cytology of the wheat-rye amphidiploids». — *Ibid.*, XXVII, 257–264.

Lewitsky and Araratian, 1931. — «Transformations of chromosomes under the influence of X-rays». — *Ibid.*, XXVII, 289–303.

Lindstrom (E. W.), 1929. — «A haploid mutant in the tomato». — *Journ. of Heredity*, XX, 23–30.

De Litardière (M. R.), 1922. — «Note à propos du nombre des chromosomes chez le *Senecio vulgaris* L.». — *Bull. Soc. Bot. de France*, LXIX, 20-21.

—— 1923. — «Les anomalies de la caryocinèse somatique chez le *Spinacia oleracea* L.». — *Rev. Gen. Bot.*, XXXV, 369-381.

Lohammar (G.), 1931 *a.* — «The chromosome numbers of *Sagitaria natans* Pallas and *S. sagittifolia* L.». — *Sv. Bot. Tidsk.*, XXV, 32–35.

—— 1931 *b.* — «Two chromosome numbers in *Butomus umbellatus* L.». — *Ibid.*, XXV, 495–499.

Lotsy (J. P.), 1931 *a.* — «On the species of the taxonomist in its relation to evolution». — *Fifth intern. Bot. Congr. Cambridge. Report of Proceedings*, 211.

—— 1931 *b.* — «On the species of the taxonomist in its relation to evolution». — *Genetica*, XIII, 1–16.

Lutz (A. M.), 1917. — «Fifteen-chromosome *Oenothera* mutants». — *Americ. Journ. Bot.*, IV, 53-111.

Manton (I.), 1932. — «Introdution to the general cytology of the *Cruciferae*». — *Ann. of Bot.*, XLVI, 509-556.

Marsden-Jones and Turrill (W. B.), 1930. — «The history of a tetraploid Saxifrage». — *Journ. of Genet.*, XXII.

Mc Clintock (B.), 1929. — «A 2n — 1 chromosomal chimera in maize». — *Journ. of Heredity*, XX, 218.

Mc Kay (J. W.), 1931. — «Chromosome studies in the *Cucurbitaceae*». — *Uni. Cal. Publ. Bot.*, XVI, 339–350.

* Michaëlis (P.), 1926. — «Über den Einfluss der Kälte auf die Reduktionsteilung von *Epilobium*». — *Planta*, I, 569.

—— 1930. — «Über experimentell erzeugte heteroploide Pflanzen von *Oenothera Hookeri*». — *Zeits. f. Bot.*, XXIII, 288–308.

De Mol (W. E.), 1922. — «The disappearance of the diploid and triploid magnicoronati narcissi from the larger cultures and the appearance in their place of tetraploids forms». — *Proc. of Koninklijke Akad. van Wetenschappen te Amsterdam*, XXV, 1–5.

—— 1923. — «Duplication of generative nuclei by means of physiological stimuli and its significance». — *Genetica*, V, 225–272.

—— 1928 *a.* — «The originating of diploid and tetraploid pollen-grains in Duc van Thol-Tulips *(Tulipa suaveolens)* dependent on the method of culture applied». *Ibid.*, XI, 119–212.

—— 1928 *b.* — «Producing at will of fertile diploid and tetraploid gametes in Duc van Thol, Scarlet (*Tulipa suaveolens* Roth.)». — *Fetschrift Hans Schinz*, 73–95.

De Mol (W. E.), 1932. — «Die Veredelung von Zierpflanzen und das Zusammenwirken des wissenschaftlichen Forschers mit dem Züchter bei der Veredelung». — *Der Züchter*, IV.

Morgan (T. H.), Bridges (C. B.), and Sturvant (A. H.), 1925. — «The genetics of *Drosophila*». — *Bibliog. genet.*, II, 1–262.

Nagao (Seijin), 1929. — «Karyological studies of the *Narcissus* plant. — I. Somatic chromosome numbers of some garden varieties and some meiotic phases of a triploid variety». — *Mem. Coll. Sci. Kyoto Imp. Uinv.*, IV, 175–179.

—— 1930 *a*. — «Cromosome arrangement in the heterotype division of pollen mother cells in *Narcissus tazetta* L. and *Lilium japonicum* Thumb.». — *Ibid.*, V, 163–182.

—— 1930 *b*. — «On the meiosis in the polyanthus narcissus, *Narcissus tazetta* L. — Karyological studies of the narcissus plant. (Preliminary note)». — *Japanese Journ. of Genet.*, V, 159–171.

—— 1933. — «Number and behavior of chromosome in the genus *Narcissus*». — *Mem. Coll. Sci. Kyoto Imp. Univ.*, VIII, 81–200.

Nawaschin (M.), 1925. — «Morphologische Kernstudien der *Crepis*-Arten in bezug auf die Artbildung». — *Zeits. f. Zellforsch. u. mikros. Anat.*, II, 98-111.

—— 1926. — «Variabilität des Zellkerns bei *Crepis*-Arten in bezug auf die Artbildung». — *Ibid.*, IV, 171–215.

—— 1931. — «On some chromosome alterations induced by X-rays in *Crepis*». — *Fifth intern. Bot. Congr. Cambridge. Report of Proceedings*, 241.

Nawaschin (S.), 1927. — «Zellkerndimorphismus bei *Galtonia candicans* Des. und einigen verwandten Monokotylen». — *Ber. d. Deuts. Bot. Ges.*, XLV, 415–428.

Painter (T. S.) and Muller (H. J.), 1929. — «Parallel cytology and genetics of induced translocations and deletions in *Drosophila*». — *Journ. of Heredity*, XX, 261–267.

Parlatore (F.), 1858. — «Flora italiana», III.

Patterson (J. P.), 1929. — «X-rays and somatic mutations». — *Journ. of Heredity*, XX, 261–267.

Pax und Hoffmann, 1930. — «Amaryllidaceae» in *Die Natürlichen Pflanzenfamilien*, XV *a*.

Philp (J.) and Huskins (C. L.), 1931. — «The cytology of *Mathiola incana* R. Br. especially in relation to the inheritance of double flowers». — *Journ. of Genet.*, XXIV, 359–404.

Pugsley (H. W.), 1915. — «*Narcissus poëticus* and its allies». — *Journ. of Bot.*, LIII, S. II, 1–44.

—— 1933. — «A monograph of *Narcissus*, sub-genus *Ajax*». — *Journ. of Roy. Hort. Soc.*, LVIII, 17–93.

Richter (K.), 1890. — «Plantae europeae. Enumeratio systematica et synonymica plantarum phaneroganicarum in Europa sponte crescentium vel mere inquilinarum». — Leipzig.

Rosenberg (O.), 1918. — «Chromosomenzahlen und Chromosomendimensionen in der Gattung *Crepis*». — *Ark. f. Bot.*, XV, 1–16.

—— 1920. — «Weitere untersuchungen über die Chromosomenverhaltnisse in *Crepis*». — *Sv. Bot. Tidsk.*, XIV.

—— 1925. — «Chromosomes and species». — *Amer. Nat.*, LIX, 205–208.

Rosenberg (O.), 1926. — «Uber die Verdoppelung der Chromozomenzahl nach Bastardierung». — *Ber. d. Deuts. Bot. Ges.*, XLIV, 455–460.

—— 1931. — «A survey of modern cytology». — *Fifth intern. Bot. Congr. Cambridge. Report of Proceeding*, 182–187.

Rouy (G.), 1912. — «Flore de France», tome XIII. — Paris.

Ruttle (M. L.), 1927. — «Chromosome number and morphology in *Nicotiana*. — I. The somatic chromosomes and non-disjunction in *N. alata* var. *grandiflora*». — *Univ. Cal. Publ. Bot.*, XI, 159–176.

—— 1928. — «Chromosome number and morphology in *Nicotiana*. — II. Diploidy and partial diploidy in root-typs of tabacum haploids». — *Ibid.*, XI, 213–232.

* Sakamura (T.), 1920. — «Experimentelle Studien über die Zell-und Kernteilung». — *Journ. Coll. Sci. Tokio Imp. Univ.*, XXXIX.

Sampaio (G.) — «Manual da Flora Portuguesa». Pôrto.

—— 1913. — «Lista das espécies representadas no herbário português da Universidade do Pôrto». — Pôrto.

—— 1922. — «Apontamentos sôbre a flora portuguesa». — *Bol. Soc. Brot.*, I (2.ª série), 124–136.

—— 1931. — «Adições e correcções à flora portuguesa». — *Ibid.*, VII (2.ª série), 111–168.

Sharp (L. M.), 1926. — «An introduction to cytology», 2ème édition. — New-York.

Sax (K.), 1932. — «Chromosome relationships in the *Pomoideae*». — *Journ. Arnold Arboretum*, XIII, 363–367.

Sorokin (H.), 1929. — «Idiograms, nucleoli and salellites of certain *Ranunculaceae*». — *Amer. Journ. Bot.*, XVI, 407–420.

Stomps (T. J.), 1916. — «Über den Zusammenhang zwischen Statur und Chromosomenzahl bei den Oenotheren». — *Biol. Centrall.*, XXXVI, 129–160.

—— 1919. — «Gigas-Mutation mit und ohne Verdoppelung der Chromosomenzahl». — *Zeits. f. Induk. Abs. Ver.*, XXI, 65–90.

Täckolm (H.), 1920. — «On the cytology of the genus *Rosa* (a preliminary note)». — *Sv. Bot. Tidsk.*, XIV.

* —— 1922. — «Zytologischen Studien über die Gattung *Rosa*». — *Acta Horti Bergiani*, VII, 97–381.

Taylor (W. R.), 1926. — «Chromosome morphology in *Fritillaria*, *Alstroemeria*, *Silphium* and other genera». — *Amer. Journ. Bot*, XIII, 179–193.

Tischler (G.), 1921–1922. — «Algemeine Pflanzenkaryologie». — *Linsbaur Handbuch der Pflanzenanatomie*. — Berlin.

—— 1927. — «Pflanzenliche Chromosomen-Zahlen». — *Tabulae biologicae*, IV.

—— 1928. — «Über die Verwendung der Chromosomenzahl für phylogenetische Probleme bei den Angiospermen». — *Biol. Centrall.*, XLVIII, 321–345.

—— 1929. — «Verknüpfungsversuche von Zytologie und Systematik bei den Blütenpflanzen». — *Ber. d Deuts. Bot. Ges.*, XLVII, 30–49.

—— 1931. — «Pflanzliche Chromosomen-Zahlen». — *Tabulae biologicae*, VI, 1–83.

Vavilov (N. J.), 1931. — «The Linnean species as a system». — *Fifth intern. Bot. Congr. Cambridge. Report of Proceedings*, 213.

Weber (J. M.), 1930. — «Chromosome number and morphology in *Nicotiana* — V. The charater of tetraploid areas in chromosomal chimeras of N. *silvestris* Speg. and Comes». — *Univ. Calif. Publ. Bot.*, XI, 355–366.

Wettstein (F. v.), 1927. — «Die Erscheinung der Heteroploidie, besonders in Pflanzenreich». — *Ergebnisse der Biologie*, II, 311-356.

Wetzel (G.), 1927. — «Chromosomenzahlen bei den *Fagales*». — *Ber. d. Deuts. Bot. Ges.*, XLV, 251-252.

Whitaker (T. W.), 1933. — «The chromosome complement of *Cyphomandra betacea*». — *Journ. of Arnold Arb.*, XIX, 113-117.

Whiting (P. W.), 1929. — «X-rays and parasitic wasps». — *Journ. of Heredity*, XX, 269-276.

Whyte (O.), 1930. — «Sterility and floral abnormality in the tetraploid *Saxifraga Potternensis*» — *Journ. of Genet.*, XXIII.

Willkomm (M.) et Lange (J.), 1861-1880. — «Prodromus Florae Hispanicae», I.

Winge (O.), 1917. — «The chromosomes. Their numbers and general importance». — *C. R. Trav. Lab. Carlsb.*, XIII, 131-275.

—— 1925. — «Contributions to the knowledge of chromosome numbers in plants». — *La Cellule*, XXXV, 305-324.

—— 1927. — «Chromosome behavior in male and female individuals of *Valisneria spiralis* and *Najas maritima*». — *Journ. of Genet.*, XVIII, 90.

—— 1932. — «On the origin of constant species-hybrids». — *Sv. Bot. Tidsk.*, XXVI, 107-122.

Winkler (H.), 1916. — «Über die experimentelle Erzeugung von Pflanzen mit abweichenden Chromosomenzahlen». — *Zeits. f. Bot.*, VIII, 417-544.

EXPLICATION DES PLANCHES

Pl. I

Fig. 1 — *Narcissus bulbocodium* L. var. *genuinus* des environs de Coimbra. Forme diploïde. 1/4 de la grandeur naturelle.

Fig. 2 — *Narcissus bulbocodium* L. var. *genuinus* des environs de Coimbra. Plaque équatoriale, dans une cellule du périblème de la pointe végétative de la racine, pourvue de 14 chromosomes. Remarquer la grandeur des cellules et l'existence, sur la partie moyenne de la plaque, d'un chromosome peu-être du type P p'. Navachine (Bruun). × 1140.

Fig. 3 — *Narcissus bulbocodium* L. de São Martinho do Pôrto. Forme tétraploïde. Remarquer ses particularités morphologiques par comparaison avec la fig. 1. 1/4 de la grandeur naturelle.

Fig. 4 — *Narcissus bulbocodium* L. de São Martinho do Pôrto. Plantes cultivées par nous.

Fig. 5 — *Narcissus bulbocodium* L. de São Martinho do Pôrto. Métaphase, dans une cellule du périblème de la pointe végétative de la racine, où l'on peut voir 26 chromosomes. Comparer avec la fig. text. 6 et remarquer la grandeur cellulaire. Navachine (Bruun). × 1140.

Pl. II

Fig. 6 — *Narcissus bulbocodium* L. de Pôrto de Mós (à gauche) et *N. bulbocodium* de

Póvoa de Lanhoso (à droite). Remarquer la différence de grandeur des deux exemplaires. 1/4 de la grandeur naturelle.

Fig. 7 — *Narcissus bulbocodium* L. de Pôrto de Mós (Mira). Plaque équatoriale dans une cellule du périblème de la pointe végétative de la racine; 26 chromosomes dont deux du type L L, provenant de la fusion de paires de chromosomes L p. On distingue clairement l'un des chromosomes L L en haut de la figure, à droite. Comparer avec la fig. text. 10. Navachine (Bruun). × 1140.

Fig. 8 — *Narcissus bulbocodium* var. *obesus* du Pinhal de Leiria; forme pentaploïde. Remarquer ses caractères morphologiques par comparaison avec les figs. 1, 3, 4 et 6. 1/4 de la grandeur naturelle.

Fig. 9 — *Narcissus bulbocodium* var. *obesus* du Pinhal de Leiria. Plaque équatoriale dans une cellule du périblème de la pointe végétative de la racine avec 35 chromosomes. Remarquer la grandeur des cellules. Navachine (Bruun). × 1140.

Pl. III

Fig. 10 — *Narcissus bulbocodium* L. de Póvoa de Lanhoso; forme hexaploïde. Remarquer ses petites dimensions par comparaison avec les plantes des figs. 1, 3, 4, 6 et 8. 2/7 de la grandeur naturelle.

Fig. 11 — *Narcissus bulbocodium* L. de Póvoa de Lanhoso. Métaphase dans le périblème de la pointe végétative de la racine; 42 chromosomes. Remarquer la grandeur des cellules. Navachine (Bruun). × 1140.

Fig. 12 — *Narcissus bulbocodium* var. *genuinus* des environs de Coimbra; forme diploïde. Grains de pollen montés dans une goutte de solution de saccharose à 7,5 %. Remarquer que, parmi les grains normaux, on en trouve beaucoup qui sont mal conformés, très probablement incapables de germer. × 47.

Fig. 13 — *Narcissus bulbocodium* L. de São Martinho do Pôrto; forme tétraploïde. Grains de pollen montés dans une goutte de solution de saccharose à 7,5 %. Les grains de pollen ne sont pas mal conformés et sont plus gros que ceux de la fig. 12. × 47.

Fig. 14 — *Narcissus bulbocodium* L. de Pôrto de Mós (Mira); forme tétraploïde. Le même milieu de montage ci-dessus indiqué. Remarquer l'existence d'un grand pourcentage de grains mal conformés; les normaux sont plus longs que ceux du narcisse de São Martinho do Pôrto. × 47.

Fig. 15 — *Narcissus bulbocodium* var. *obesus* du Pinhal de Leiria; forme pentaploïde. Le même milieu de montage que celui ci-dessus indiqué. Remarquer la diversité de grandeur des grains du pollen. × 47.

Pl. IV

Figs. 16-21 — Coupes transversales de pointes végétatives de racines des formes hétéroploïdes de *N. bulbocodium:* 16, forme diploïde; 17, forme trisomique; 18 et 19, formes tétraploïdes, originaires de São Martinho do Pôrto et Pôrto de Mós (Mira) respectivement; 20, forme pentaploïde et 21 forme hexaploïde. Ces coupes sont faites, à peu près, au même

niveau. En les comparant on voit que le diamètre des points végétatifs se maintient à peu près le même pour toutes les formes. Le volume cellulaire augmente selon la valence des formes. Le nombre de cellules qui constitue les coupes diminue simultanément. Navachine (Bruun). × 100.

Pl. V

Fig. 22 — *Narcissus pseudonarcissus* L. Exemplaires d'une forme à 14 chromosomes qui croît dans les cultures du Jardin Botanique. Remarquer la grande vigueur des exemplaires qui atteignent 53 cm. de haut. Les exemplaires tétraploïdes de *N. pseudonarcissus* var. *bicolor* n'atteignent que 33 cm. (fig. 24). $^1/_9$ de la grandeur naturelle.

Fig. 23 — *Narcissus pseudonarcissus* L. Métaphase, dans une cellule du périblème de la pointe végétative de la racine, montrant 14 chromosomes. Cette figure est une microphotographie de la plaque équatoriale réprésentée dans la fig. text. 21. Navachine non modifié. × 1140.

Fig. 24 — *Narcissus pseudonarcissus* L. var. *bicolor* (L.). Exemplaires de notre collection. Remarquer que ces plantes, quoique tétraploïdes, sont moins vigoureuses que celles de la fig. 22. $^1/_5$ de la grandeur naturelle.

Fig. 25 — *Narcissus cyclamineus* DC. Microphotographie d'une anaphase dans une cellule d'un ovule montrant, dans la moitié supérieure, 14 chromosomes. Faire la comparaison avec la fig. text. 25, qui est le dessin de cette anaphase. Méthode de Heitz. × 1140.

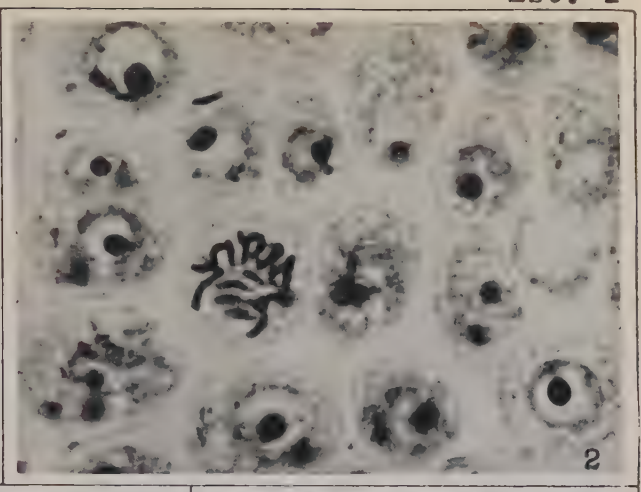
Pl. VI

Fig. 27 — Photographie de *N. bulbocodium* × *N. reflexus* placé entre les parents (*N. bulbocodium* à gauche et *N. reflexus* à droite). Remarquer l'aspect intermédiaire de l'hybride.

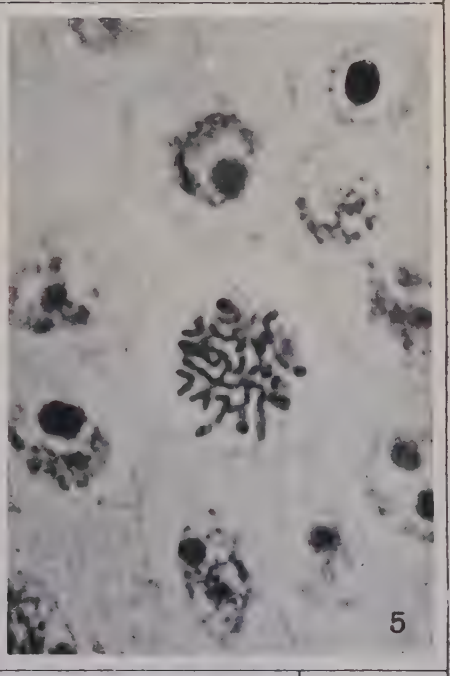
Fig. 28 — Photographie de la fleur de *N. bulbocodium* × *N. reflexus*.

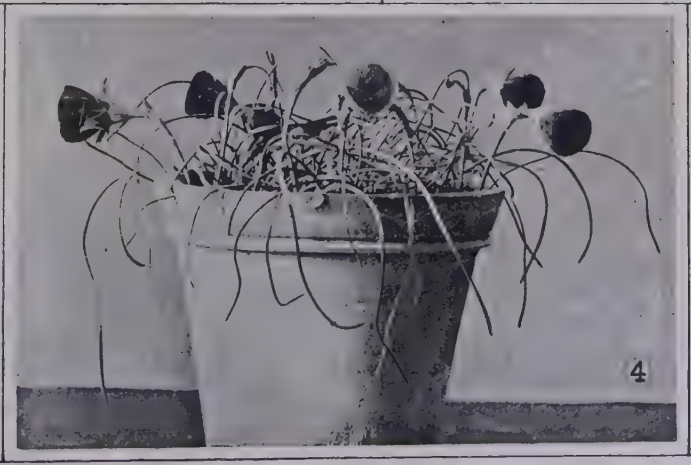
Fig. 29 — Photographie d'un exemplaire longistilé de *N. reflexus*. Individu de la race asymétrique + —. $^1/_4$ de la grandeur naturelle.

1


2

3

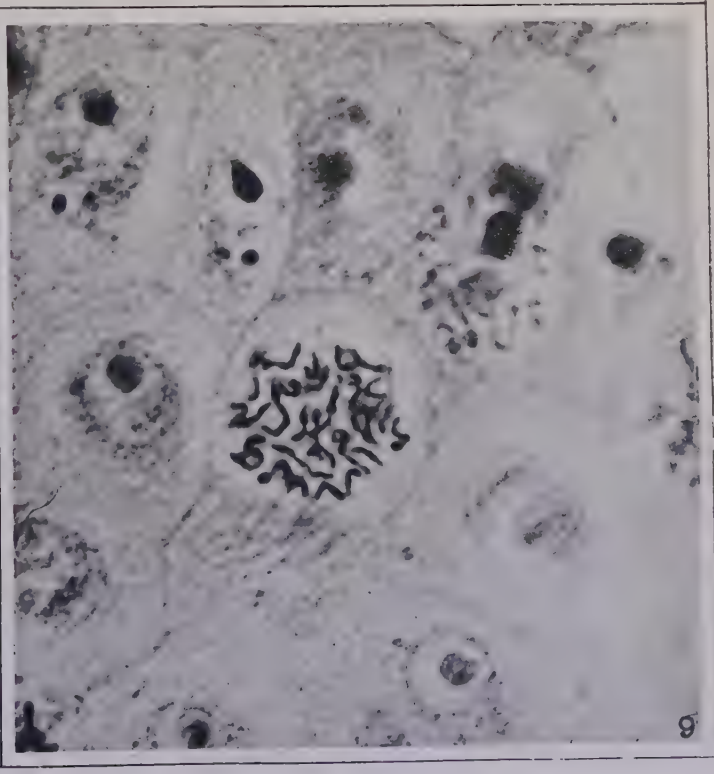

5


4

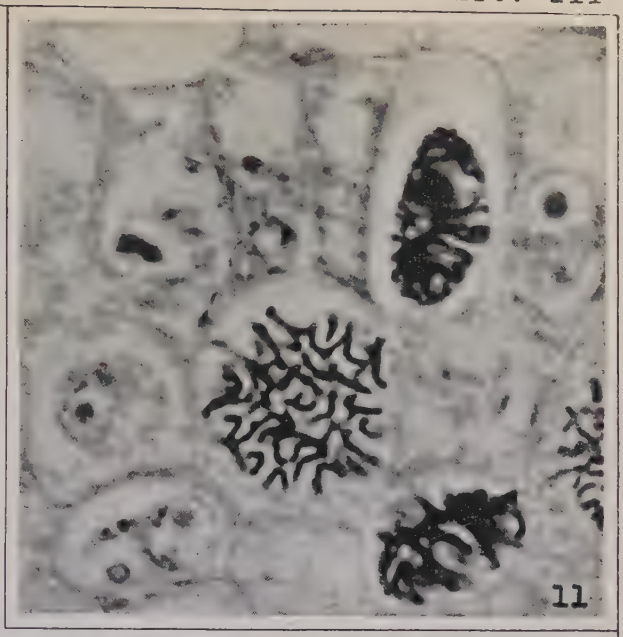
6

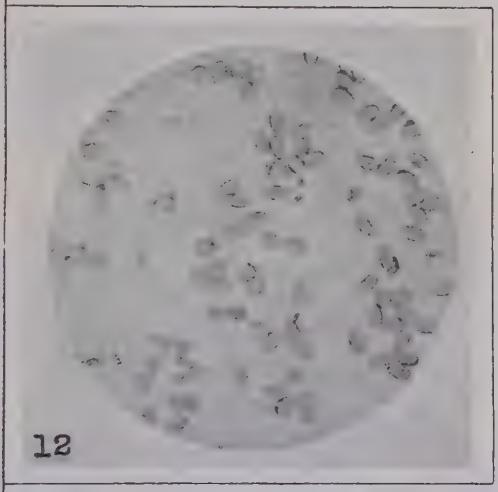
7

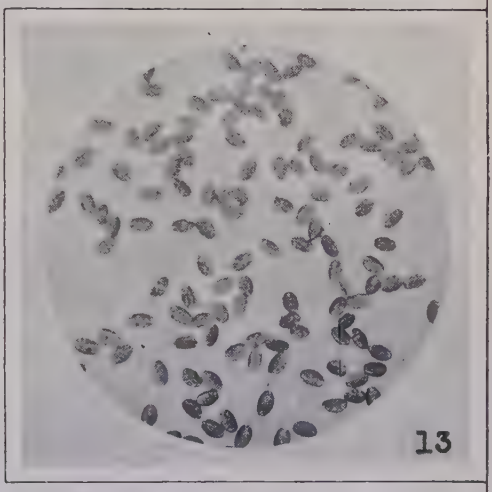
8

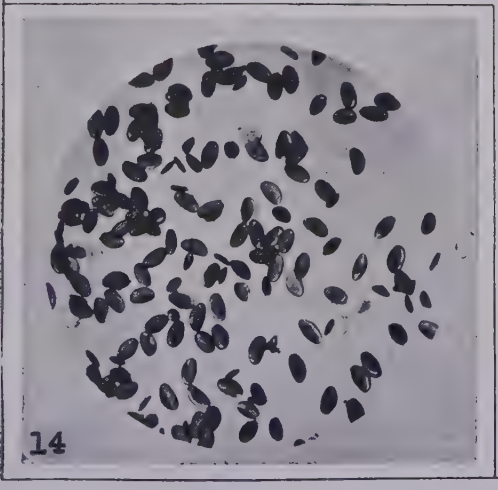

9

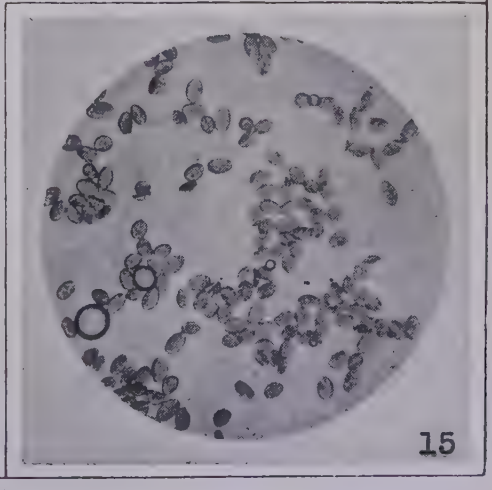
10

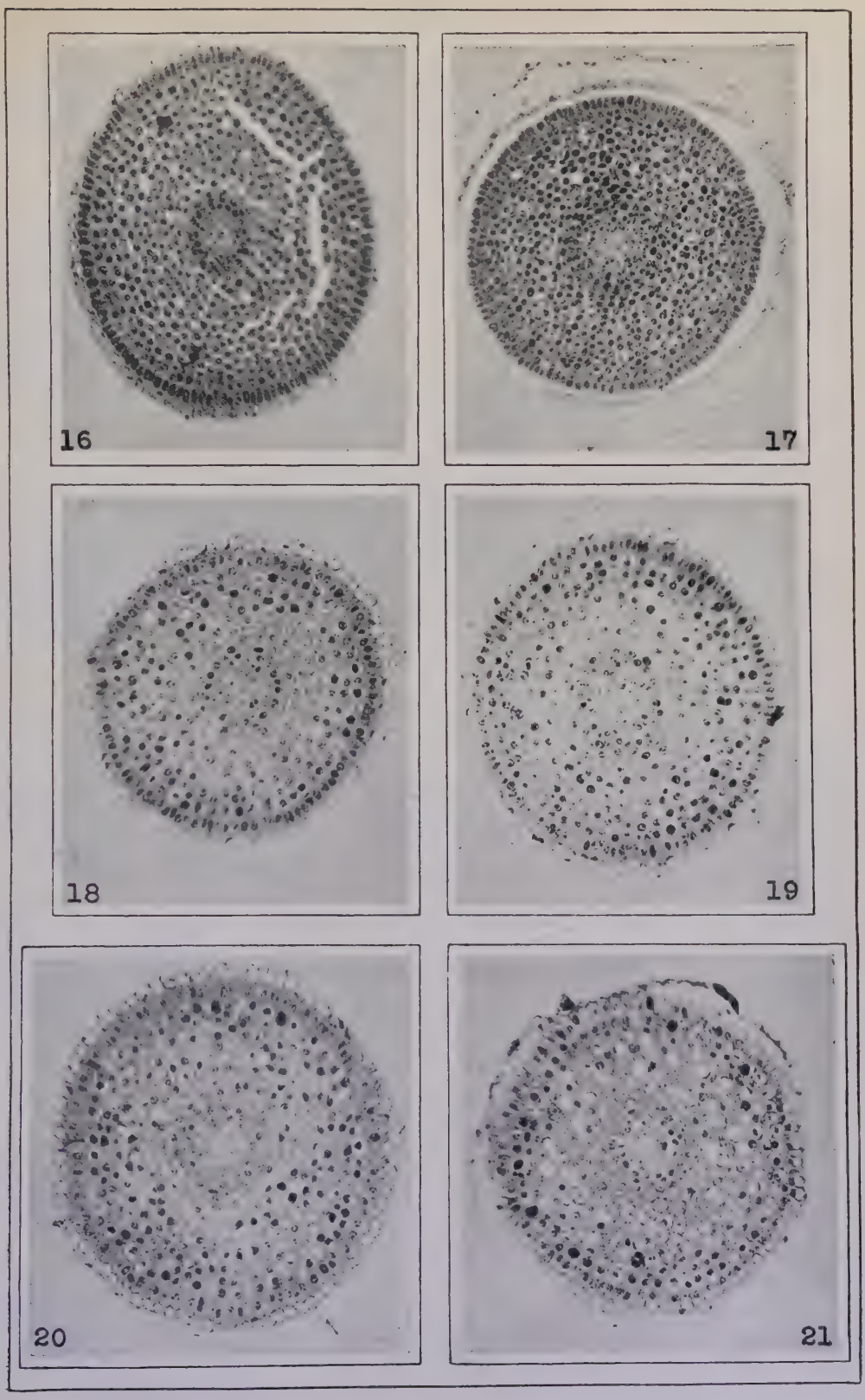

11


12

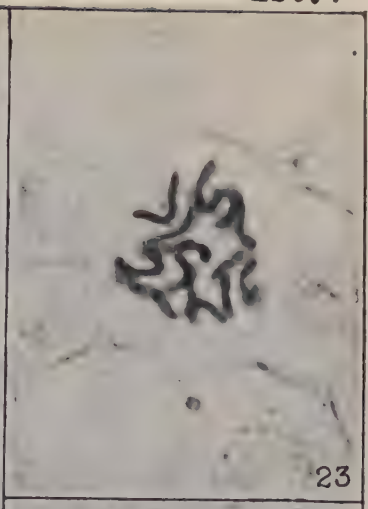

13


14


15

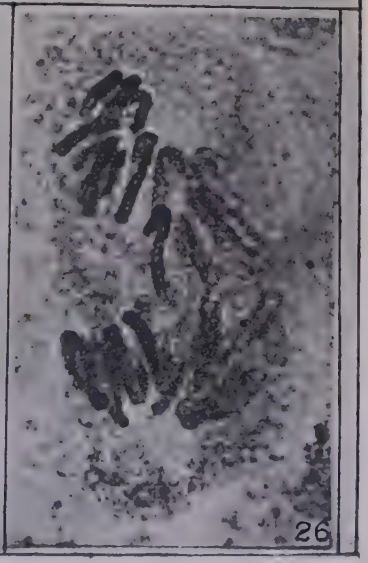

16
17
18
19
20
21

22


23

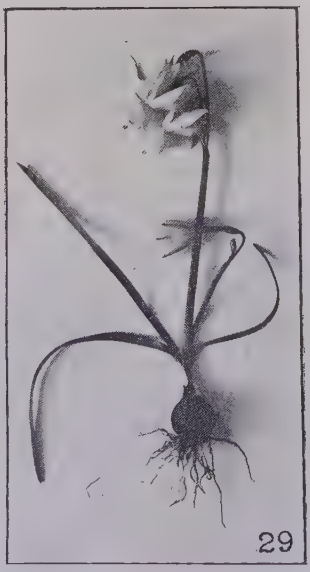
25

24


26

27

28



29

TABLE DES MATIÈRES

Pag.

INTRODUCTION 3

CHAPITRE I — Matériel et technique — Terminologie 12
a) Matériel et technique 12
b) Terminologie 18

CHAPITRE II — L'hétéroploïdie chez *Narcissus bulbocodium* L. 29
1 — *N. bulbocodium* des environs de Coimbra 30
2 — *N. bulbocodium* var. *nivalis* (Graells) de la Serra da Estrêla. . . . 33
3 — *N. bulbocodium* de São Martinho do Pôrto 36
4 — *N. bulbocodium* de Pôrto de Mós 44
5 — *N. bulbocodium* du Pinhal de Leiria. 46
6 — *N. bulbocodium* de Póvoa de Lanhoso 48
Polyploïdie et grandeur des individus. 50
L'origine des formes polyploïdes de *N. bulbocodium* 59
Résumé 64

CHAPITRE III — Les chromosomes de *N. pseudonarcissus* L., de *N. cyclamineus* DC., de *N. reflexus* Brot., de *N. incomparabilis* Mill. et de *N. odorus* L. . . 66
1 — *N. pseudonarcissus* L. 66
N. pseudonarcissus var. *bicolor* 72
2 — *N. cyclamineus* DC. 73
N. pseudonarcissus × *N. cyclamineus* 75
3 — *N. reflexus* Brot. 76
N. bulbocodium × *N. reflexus*. 80
4 — *N. incomparabilis* Miller. 83
5 — *N. odorus* L. 86

CHAPITRE IV — L'hétéroploïdie de *N. tazetta* L. et les chromosomes de *N. biflorus* Curt. et de *N. intermedius* Lois. 87
1 — *N. tazetta* L. 87
a) *N. tazetta* — Almalaguez 92
b) *N. tazetta* L. var. *Panizzianus* (Parl.) 96
c) *N. tazetta* — Clôture du convent de Mafra 101
d) *N. tazetta* — Jardin de la Quinta das Varandas — Coimbra. . 102
Étude critique des observations sur *N. tazetta* L. 103
2 — *N. biflorus* Curt. 108
3 — *N. intermedius* Lois. 111

Pag.

Chapitre v — L'évolution de la garniture chromosomique dans le genre *Narcissus* L. 116
1 — Théorie de la sommation 118
2 — Théorie de la polyploïdie secondaire 125
3 — Théorie de la fusion de Jaretsky 127
4 — Théorie de la duplication et de la perte. 129
5 — Théorie de la transformation. 130
6 — Théorie de l'«historiation». 132
7 — Théorie de la translocation 134

Chapitre vi — La taxonomie du genre *Narcissus* L. 141

Chapitre vii — Résumé et conclusions 172

Bibliographie. 185

Explication des planches 193

BASIDIOMICETAS NOVOS PARA A FLORA DE PORTUGAL

POR

ANTÓNIO XAVIER PEREIRA COUTINHO

Em continuação ao pequeno trabalho que publiquei em 1932, venho apresentar agora o resultado de idênticos estudos realizados no segundo semestre de 1932, no ano de 1933 e no primeiro semestre de 1934.

Não é para admirar o aparecimento constante nestas limitadas herborizações de espécies novas para o país, pois que o conhecimento dos *Eubasidiomicetas* existentes em Portugal está ainda bastante incompleto; suponho, com boas razões, que pròximamente metade das espécies indígenas estão ainda desconhecidas.

Com efeito os *Eubasidiomicetas (Himenomicetas* e *Gastromicetas)* determinados em Portugal somam, segundo creio, cêrca de 1200 espécies; obtive número muito próximo adicionando às espécies respectivas indicadas pelo Prof. Traverso e Dott. Spessa na sua *Flora Micológica del Portugallo,* publicada no vol. XXV do *Bol. da Soc. Broteriana* (1910), as espécies novas inscritas pelo P.e C. Torrend na sua publicação posterior *Les Basidiomycetes des environs de Lisbonne et de la region de S. Fiel — Beira Baixa* (1912), e as espécies novas apontadas nas minhas publicações da especialidade em 1919, 1921, 1932, bem como na presente de 1934.

Ora êste número assim encontrado anda bastante próximo de metade do número das espécies registadas nas Floras inglesa, francesa e italiana, e, dada a grande plasticidade de muitos dêstes organismos, comprovada pelas vastíssimas áreas que ocupam, e dado o aparecimento constante em Portugal de numerosas espécies ainda não indicadas no país, sou levado a crer que o número total das

espécies dêste grupo não será muito inferior ao número das espécies encontradas em Inglaterra, em França ou em Itálla. Dos dois grupos, o dos *Gastromicetas* tem em tôdas estas três Floras muitíssimo menor número de espécies que o dos *Himenomicetas* (3,2 a 3,8 % da totalidade) mas em Portugal esta percentagem é relativamente mais elevada (6,5 % da totalidade), e o número das suas espécies determinadas è sensivelmente igual ao das Floras estrangeiras citadas. Êste facto tem talvez explicação em serem os *Gastromicetas* de muito mais fácil colheita, preparação e conservação que a maior parte dos *Himenomicetas*.

Resulta do que deixo dito que a grande massa dos *Eubasidiomicetas* ainda desconhecida em Portugal deve pertencer ao grupo dos *Himenomicetas*. Entre as *Agaricáceas* são as espécies de esporos escuros *(Atrospóreas* e *Amaurospóreas)* as mais conhecidas relativamente (isto é, cujo número excede muito metade do número indicado pelas floras estrangeiras); talvez por se encontrarem geralmente em condições de colheita mais acessível, nas hortas, nas terras férteis, nos estrumes, etc.

Um dos factos deduzidos dos números assim determinados que me parece mais digno de nota é a percentagem inversa dos dois Géneros próximos *Cortinarius* e *Inocybe*, um e outro principalmente habitantes dos bosques (de folhosas ou resinosas), dos matos, etc. Assim, enquanto na Flora Italiana as espécies do Género *Cortinarius* representam 39,7 % das *Feospóreas*, na Flora Francêsa 38,9 %, na Flora Inglêsa 43,2 %, nas mesmas Floras as percentagens das espécies do Género *Inocybe* descem respectivamente a 15,1, a 17 e a 11,3. Nas espécies conhecidas portuguesas dá-se exactamente o contrário: os valores mais baixos são do Género *Cortinarius* (cêrca de 18 %), e os mais altos do género *Inocybe* (cêrca de 30 %). Parece que êstes dois Géneros se substituem recìprocamente, tornando-se o Género *Inocybe* mais preponderante em Portugal.

Um outro facto, mas êsse de natureza diversa, embora também de-certo dependente das condições do meio, despertou a minha atenção durante êstes estudos; a menor altura com freqüência apresentada em Portugal pelo pé ou estipe dos cogumelos-de-chapéu, relativamente às dimensões indicadas por Fries e pelas Floras estrangeiras: fenómeno que lembra explicar, conhecida a acção diminutiva da luz sôbre o crescimento, pela mais intensa luminosidade da nossa atmosfera.

Continuo a manter no presente escrito a nomenclatura adoptada nos trabalhos anteriores desta especialidade. Todos os fungos referidos foram por mim determinados e de tôdas as espécies, variedades ou formas que indico incluí no meu Herbário, além de exemplares devidamente preparados, o desenho respectivo e a descrição, que fiz sempre em frente de indivíduos vivos.

As espécies que adiante indico sem localidade própria ou com localidade mal definida entende-se que foram encontradas nesta Quinta da Ribeira de Caparide e tôdas essas foram colhidas por mim. Nas restantes marco sempre o local da colheita; foram-me trazidas, vivas e em bom estado, quási tôdas por meus filhos, meu genro ou meus netos, e ficam sem indicação de colector, que só aponto nos poucos casos em que se trata de colector estranho.

A lista das espécies, variedades e formas ainda não indicadas no nosso país é, como no meu trabalho anterior, o objecto principal da presente publicação; mas antes dessa lista dou agora a seguir a lista das espécies já citadas por outros investigadores, mas que não figuram em nenhum dos meus antigos trabalhos, e que assim ficam com mais uma localização conhecida:

Sebacina incrustans (Pers.), Tul. — Na base de um tronco grôsso de Buxo arbóreo e estendida sôbre a terra, prendendo e incrustando os Musgos próximos. Estéril.

Indico esta espécie com as devidas reservas, pois que lhe não encontrei esporos. Está citada por C. Torrend em Queluz.

Sebacina tuberculosa, Torrend. — Num suporte semi-apodrecido de *Myoporum acuminatum.*

Citada pelo seu autor em Mafra e Sintra.

Peniophora caesia, Bres.; *Corticium caesium,* Bres. *non* Pers.; *Corticium rimosissimum,* Pass. *et* Beltr. *non* B. et Br. — Num pau sêco: Ribeira de Caparide; num pau sêco e em ramos secos de Laranjeira: Tapada da Ajuda (Branquinho de Oliveira).

Indicada em S. Fiel, Setúbal, Queluz, Benfica, etc.; parece ser bastante comum.

É de advertir que no meu *Catálogo* de 1919 citei erradamente o *Corticium caesium,* Bres. como sinónimo do *Corticium* (ou *Thelephora*) *caesium,* Pers., levado a isso pela indicação de Traverso in *Bol. Soc. Brot. XXV* pág. 67 e do P.e Torrend in *Fungos da Região Setubalense* e *Les Basidiomycetes des environs de Lisbonne et de la region de S. Fiel.*

Coniophora laxa (Fr.), Quél. — Sôbre os troncos musgosos do Buxo nas ruas da Quinta.

Citada de Queluz e Sintra.

Stereum hirsutum (Willd.), Fr. *var. pilosiusculum*, Thüm. — Na base de uma Videira.

Julgo que esta variedade só está apontada no norte do país.

Clavaria rugosa, Bull. — Nas ruas da Quinta.

Espécie, segundo creio, freqüente em Portugal.

Polyporus rhaeades, Pers. — Num tronco indeterminado: Pinhal da Marinha (arredores de Cascais).

Citado só no Norte.

Boletus scaber, Bull. — No Pinhal da Marinha (Cascais).

Apenas indicado em Sintra.

Boletus piperatus, L. — No Alto do Moínho.

Apontado no Norte e raro em S. Fiel.

Paxillus leptopus, Fr. — No Pinhal da Marinha (Cascais).

Indicado no Norte e em S. Fiel.

Paxillus lateralis (Schaeff.), Sacc.; *P. involutus* (Batsch), Fr. — Na toiça de um Pinheiro cortado.

Citado de Tendais do Douro e de S. Fiel.

Lactaria helva, Fr. — No Pinhal da Marinha (Cascais).

Apontada apenas em Queluz.

Lactaria piperata (Scop.). — No Pinhal da Marinha (Cascais).

Conhecida do Norte e de Sintra.

Russula atro-purpurea (Krombh.), Peck.; *R. rubra*, Fr. — No Pinhal da Marinha (Cascais).

Citada só do Norte.

Russulina Turci (Bres.); *Russula Turci*, Bres. — Nos Pinhais do Estoril.

Indicada em S. Fiel e Setúbal.

Lentinus (Eulentinus) cochleatus, Fr. — Pinhal da Marinha (Cascais).

Apontado nos arredores de Torres Vedras.

Chalymotta guttulata (Bres.); *Panaeolus guttulatus*, Bres. — Sob os Pinheiros, no Alto do Moínho.

Indicada apenas no Pinhal de El-Rei (na Outra Banda do Tejo).

Espécie bastante pequena (o meu exemplar representa talvez uma forma depauperada dos lugares áridos), mas lindíssima, pelas pequeninas gôtas gomosas cristalinas que lhe fimbriam a margem das lamelas e lhe orvalham o cimo do pé.

Pratella corrugis (Pors.); *Psathyrella corrugis* (Pers.), Fr. — No caminho da Quinta ao longo do muro da Cabeça Gorda.

Citada em S. Fiel e Setúbal.

Hypholoma lanaripes, Cooke. — Nas ruas da Quinta, entre a relva.

No meu *Catálogo* de 1919 apontei já esta espécie, então nova para Portugal, colhida em S. Pedro de Sintra; acrescento agora a nova localidade acima inscrita e onde encontrei no ano passado de 1933 óptimos exemplares.

Psalliota silvatica (Schaeff.), Fr. — Relvados das margens dos caminhos da Quinta; nos jardins de Cascais.

Indicada só no Norte e no Centro.

Derminus (Simocybe) centunculus (Fr.); *Naucoria centunculus*, Fr. — No Pinhal da Marinha (Cascais).

Determinado em S. Fiel e Benfica.

Derminus (Simocybe) temulentus (Fr.); *Naucoria temulenta*, Fr. — Na terra próxima dita a Chamusca, no Alto do Moínho e nas margens relvosas da Quinta.

Citada só no Fundão.

Derminus (Simocybe) amoenus (Weinm.); Naucoria amoena, Fr. — Nos sítios frescos, entre os Musgos, do Pinhal da Marinha (Cascais).

Indicada em S. Fiel e Setúbal.

Inocybe Bongardi (Weinm.).

Indiquei no trabalho anterior esta espécie no Alto do Moínho (Quinta da Ribeira de Caparide), onde encontrara um único exemplar; na mesma localidade, sob os pinheiros, apareceu em abundância no Dezembro seguinte (1932); tive o cuidado de tomar agora nota do cheiro, o que não fizera com o primeiro exemplar encontrado, e verifiquei cheiro agradável, a meu parecer indefinido, não muito forte.

Pholiota scruposa (Fr.); *Armillaria scruposa*, Fr.

No meu *Catálogo* de 1919 indiquei esta espécie nas margens relvosas do ribeiro de Caparide e apresentei as razões que me levavam a considerá-la no Género *Pholiota*. Cito hoje mais uma localidade, embora próxima, os arredores de Cascais, onde esta espécie apareceu, na terra, dentro da cavidade de um Choupo; os exemplares agora colhidos são bastante novos, mas nada encontro nêles que me leve a modificar a minha opinião àcêrca do Género a que devem pertencer.

Pholiota blattaria, Fr. — Na terra húmida dos pomares.

Indicada em Benfica, Lisboa e arredores.

Hyporrhodius (Entoloma) prunuloides, Fr. — Entre os Carrasqueiros, no Alto do Moínho.

Determinado só de S. Fiel.

Agaricus (Pleurotus) reniformis, Fr. — Nos ramos de um Vimeiro morto.

Conhecido dos arredores de Setúbal.

Agaricus (Pleurotus) algidus, Fr. — Sôbre um tronco de Amendoeira cortado e sêco.

Citado de Unhais da Serra.

Agaricus (Mycena) galopus, Pers. — No Pinhal da Marinha (Cascais).

Indicado no Algarve e nos arredores de Setúbal.

Agaricus (Mycena) purus, Pers. — Junto aos Buxos da Quinta; próximo ao lugar do Livramento, nas vizinhanças da Ribeira de Caparide.

Conhecido de S. Fiel e do Pinhal de El-Rei.

A citação desta espécie com o n.º 382 do meu *Catálogo* de 1919, *sub A. (Mycena) rosea*, Bull., está corrigida no *Suplemento* de 1921 a pág. 10, pois se trata realmente do *A. (Mycena) Zephirus*, Fr. Indico pois aqui pela primeira vez o *A. (Mycena) purus* sôbre exemplares por mim estudados.

Agaricus (Clitocybe) pityophilus, Fr. — Sob os pinheiros do Alto do Moínho.

Determinado pela primeira vez de Setúbal, bem como as duas espécies seguintes.

Agaricus (Clitocybe) pruinosus, Lasch. — Sob os pinheiros, no Alto do Moínho.

Agaricus (Tricholoma) glauco-canus (Bres.); *Tricholoma glauco-canum*, Bres. — Entre os pinheiros e Carrasqueiros no Alto do Moínho.

Lepiota nympharum (Kalchbr.), Karst. — Nas ruas de Buxo da Quinta.

Derterminada apenas de Setúbal.

Lycoperdon (Utraria) hiemale, Bull. — Na terra dita a Chamusca (vizinhança da Ribeira de Caparide); na Charneca (arredores de Cascais).

Indicado no Norte e em Setúbal.

Lycoperdon (Eulycoperdon) polymorphum, Vitt.; *Globaria furfu-*

racea, Quélet ex Petri. — Próximo da Charneca e no Pinhal da Marinha (arredores de Cascais).

Conhecido dos arredores de Coimbra e de Setúbal.

A esta espécie pertence o n.º 484 do meu *Catálogo* de 1919; caracteriza-se principalmente pela parte estéril da gleba mais ou menos rudimentar, condensado-floculosa.

Globaria pusilla (Batsch), Quélet. — No Pinhal do Estoril.

Está citada no Gerez e em Vale do Rosal (Outra-Banda do Tejo).

Distingue-se pela gleba completamente desprovida de parte estéril.

Tulostoma Mollerianum, Bres. et Roum. — No Alto do Moínho.

A esta espécie deve ser referido o n.º 511 do meu *Catálogo* de 1919 *(sub T. mammoso),* segundo o exame de novos exemplares colhidos na mesma localidade. Esta espécie foi descrita pelos autores sôbre exemplares provenientes uns de Coimbra outros da Ilha de S. Tomé, colhidos e enviados pelo falecido A. F. Moller.

Basidiomicetas novos para a Flora de Portugal

HIMENOMICETAS

TELEFORÁCEAS

1. **Stereum subcostatum**, Karst.; *St. album,* Quél. ex Sacc. Fl. Ital. Cript.: Hymeniales pág. 1151.

Var. Eucalypti, P. Cout. — Hymenio luteo-aurantiaco ad marginem sericeo, valde tuberculato; pileo subhirsuto, ut in forma tipica albo vel albido, azono sed concentrice sulcato.

Sôbre Eucaliptos: arredores de Alcobaça; arredores de Cascais: Pinhal da Marinha.

CLAVARIÁCEAS

2. **Clavaria rosea**, Fr. — Entre a relva e os musgos: Sintra.

3. **Clavaria canaliculata**, Fr. — Nas ruas de Buxo da Quinta: Ribeira de Caparide.

Uma forma *minor,* de 3-4 cm. de altura e 3-5 mm. de largura máxima, com as máçulas freqüentemente geminadas como no tipo.

HIDNÁCEAS

4. **Hydnum niveum**, Pers. *var. fimbriatum*, Fr. — No tronco carcomido de uma Oliveira: Ribeira de Caparide.

O tipo da espécie é citado em Setúbal pelo P.e Torrend; a variedade — «fibrilloso-fimbriatum ambitu» — é nova para o nosso país.

POLIPORÁCEAS

5. **Poria radula**, Pers. — No Pinhal da Marinha (Cascais).

Não citada ainda de Portugal, nem da Espanha segundo *Los Poliporáceos de la Flora Española* de B. Lázaro é Ibiza.

6. **Fomes pectinatus**, Klotzsch. — Na toiça morta de um Loureiro: Ribeira de Caparide.

Nos *Fungos da Região Setubalense* o P.e Torrend cita esta espécie, mas diz que se desenvolve nas raízes do *Jasminum fruticans* e refere-se evidentemente à *var. Jasmini*, que nos *Basidiomycetes de Lisbonne et de S. Fiel* melhor incorporou no *F. Ribis* (Schum.), Fr. O *F. pectinatus* fica então novo, segundo julgo, para a flora portuguesa; Lázaro é Ibiza, no livro acima citado, indica-o nas regiões setentrional e ocidental da Espanha, mas sempre raro.

7. **Daedalea aurea**, Fr. — Sôbre Eucaliptos e Acácias no Pinhal da Marinha (Cascais).

É muito interessante esta espécie, pelas semelhanças que apresenta com a *Trametes aurea*, Berk., de pátria desconhecida segundo o *Sylloge* de Saccardo, mas que no meu *Catálogo* de 1919 mostrei ter sido descrita sôbre exemplares portugueses, enviados a Berkeley por Welwitsch e colhidos nos pinhais dos arredores de Cezimbra. As duas espécies aproximam-se tanto mais que esta *Daedalea* conserva bastante tempo a superfície inferior porosa, com o aspecto exactamente de uma *Trametes*. Distingue-se assim em nova principalmente pela margem grossa, roliça, aveludada (e não aguda, vestida de pêlos curtos rígidos), sendo ainda de notar que a *Trametes aurea* se desenvolve sôbre as resinosas e a *Daedalea aurea* sôbre folhosas. Não a encontro citada na Espanha.

8. **Daedalea cinerea**, Fr. — Sôbre Damasqueiros e Macieiras no Brunheiro (arredores da Murtuza).

Exemplares colhidos pelo sr. Tavares de Sousa. Lázaro é Ibiza marca-a só nas regiões boreal e central da Espanha.

AGARICÁCEAS

COPRÍNEAS

9. **Coprinus (Eucoprinus) sociatus**, Fr. — Na terra húmida: arredores de Cascais.

10. **Coprinus (Velocoprinus) pullatus**, Fr. — No estrume amontoado das ovelhas: Ribeira de Caparide.

Bastante próximo do *C. fimetarius*, com o qual alguns autores o juntam como variedade; distingue-se pelo chapéu ovóide em novo, com as escamas flocosas encostadas (e não aclavado, com as escamas afastado-levantadas); pelo pé subigual, liso ou levemente aveludado (e não mais ou menos engrossado na base em forma de raiz maior ou menor, mais ou menos escamuloso) e principalmente pelo chapéu, ao caírem as escamas flocosas, fusco-denegrido densamente tomentoso (e não plúmbeo-cinerascente, glabro). Os meus exemplares são também mais delicados, têm o chapéu menos espesso e aspecto um tanto diverso.

11. **Coprinus (Velocoprinus) extinctorius**, Fr. — Na margem da rua paralela ao muro da Cabeça Gorda, na terra adubada: Ribeira de Caparide.

12. **Coprinus (Volvocoprinus) soboliferus**, Fr. — Nos arredores de Oeiras.

Lembra um tanto o *C. ovatus*, do qual se distingue pelas escamas da caliptra ocráceo-pálidas e sobretudo pelo pé cheio, largamente ventricoso, tuberoso-cebolífero, na metade inferior (e não ôco, apenas engrossado radiciforme na base). Saccardo diz na *Flora Italiana* que é espécie rara.

HIGROFÓREAS

13. **Gomphidius gracilis**, Berk. — No Pinhal da Marinha (Cascais).

14. **Hygrophorus (Camarophyllus) russo-coriaceus**, Berk. et Mill. — Nos arredores da Quinta da Ribeira: atalho para Caparide (pouco freqüente).

Distingue-se fàcilmente pelo cheiro forte, agradável, lembrando o do coiro-da-Rússia, donde lhe veio o nome.

15. **Hygrophorus (Camarophyllus) nemoreus**, Fr. — Á beira dos Buxos, cespitoso na terra: Ribeira de Caparide.

LACTARÍEAS

16. **Russula albo-nigra** (Krombh.) Fr. — Nas ruas da Quinta: Ribeira de Caparide.

Próxima da *R. adusta* (Pers.) da qual a consideram alguns uma variedade. Distingue-se fàcilmente pelas menores dimensões, pelo chapéu de margem flexuoso-repandida e sobretudo pelo estipe obeso e relativamente curto (com o diâmetro da maior espessura igual à altura).

17. **Russulina lutea** (Huds.); *Russula lutea* (Huds.), Fr. — No Pinhal da Marinha (Cascais).

AGARÍCEAS

ATROSPÓREAS

18. **Coprinarius (Psathyrella) consimilis** (Bres. et Henn.); *Psathyrella consimilis,* Bres. et Henn. — No Jardim Botânico de Lisboa.

19. **Chalymotta hypomelas** (Batt.); *Panaeolus hypomelas* (Batt.), Fr. — Na terra, no Alto do Moínho: Ribeira de Caparide. Exemplar único, mas muito perfeito.

Desta raríssima espécie conheço apenas a curta descrição dada por Fries na *Epicrisis* e que êle fundamenta em Batt. t. 15 B (Battarra *Fungorum Agri ariminensis Historia,* 1799). A descrição da *Epicrisis* é muito sucinta, pois mal chega a ocupar 2 ½ linhas, e o livro de Batarra não o pude ver, mas não hesito em lhe referir o exemplar óptimo, embora único, acima indicado.

A espécie é muito digna de interêsse — «*species valde insignis*», como diz Fries — e cujo chapéu, por fim quási plano, tem então forma, segundo julgo, singular neste Género.

A descrição ajusta-se bem nos seus pontos essenciais à planta portuguesa, embora divirja em pequenas particularidades: assim o disco só se apresenta *nigricante* (Fr.) depois de sêco, pois no vivo é ruivo, e a parte restante do chapéu não se pode dizer com propriedade que seja *rufo-tomentosa* (Fr.).

O chapéu é primeiro arruivado no centro e arruivado-esbranquiçado para a margem, esbatida a côr gradualmente do centro para a periferia, e neste primeiro estado é glabro; rebenta depois superficialmente em largas escamas, dispostas em círculos concêntricos, que deixam a descoberto parte da camada subjacente, branca e fibroso-tomentosa, ficando as escamas do centro, mais escuras, coerentes em calota estrelada.

Quanto ao *habitat,* é curioso que está indicado no tronco da Figueira, e eu colhi o exemplar que lhe refiro próximo de uma Figueira, embora na terra.

É espécie raríssima, que não tornou a ser encontrada desde que Battarra a encontrou na Itália (1799). Com efeito, figura na *Flora Italica Cryptogama* de Saccardo, onde êste autor apresenta a breve descrição da *Epicrisis,* e acrescenta — «*specie multo insigne, ma non ritrovata e conformata dopo il Battarra*» —. Que me conste, não está também apontada nem na Flora Francesa, nem na Inglêsa ou Espanhola.

AMAUROSPÓREAS

20. **Psilocybe ammophila** (Dur. et Lev.) Gill. — No Pinhal da Marinha (Cascais).

O modo particular de vegetação dêste Fungo é digno de nota: vive na areia, onde enterra a maior parte do pé, pois, que, tendo êste nos exemplares portugueses uns 6 cm. de comprimento total, apenas apresenta cêrca de 1 cm. no exterior; além disto, o pé assim enterrado tem a extremidade grossa em forma de maça ou clava.

21. **Psilocybe fatua** (Fr. sub *Psathyra*) *forma minor.* — Lugares sêcos e áridos do Alto do Moínho: Ribeira de Caparide.

Forma depauperada, com o chapéu de 5–15 mm. de diâmetro e o pé de 1–3 cm. de altura; o tipo aparece também nesta Quinta, mas em lugares mais férteis.

22. **Psalliota (Eupsalliota) campestris** (L.) Fr. *var. rufescens,* Berk. — Entre a relva: Jardins de Lisboa; Ribeira de Caparide.

É muito comum a *P. campestris* espontânea e com diversas variedades, mas julgo que esta *var. rufescens* ainda não foi indicada em Portugal: distingue-se pela côr externa, que lembra a do *Cortinellus vaccinus* (Pers.) Roze (*Tricholoma vaccinum,* Quél.), pela pequenez das escamas que revestem o chapéu, e pela côr vermelha ou rosada que toma a carne pela pressão ou exposta ao ar. Da *var. praticola,* Vitt., freqüente no nosso país e que também apresenta externamente côr arruivada, separa-se fàcilmente pelas escamas do chapéu muito mais largas e maiores nesta última variedade, e ainda pela côr de carne, que fica de ordinário na *var. praticola* arruivada ou brunescente pela compressão ou exposição ao ar.

23. **Psalliota (Eupsalliota) ammophila,** Mén. — Entre as fôlhas caídas das Nespereiras-do-Japão: Ribeira de Caparide; nas areias das vizinhanças de Cascais.

Esta espécie, de chapéu grande branco e liso, é principalmente distinta pela forma muito particular do anel: ao meio longitudinalmente sulcado-canaliculado, tomando assim quási o aspecto de dois anéis invertidos, sobreposto um ao outro.

Nas dimensões, forma e côr do chapéu e do pé, assim como na forma do anel e ainda no tamanho dos esporos e na côr da carne do chapéu exposto ao ar, os exemplares que colhi nesta Quinta conferem bem com as descrições da *P. ammophila,* Mén., das areias marítimas da Bretanha; só não concordam em a carne do pé, depois de cortada, não tomar a côr amarela. Mas devo acrescentar que exemplares colhidos próximo de Cascais por um de meus filhos e que não pude preparar por serem já bastante velhos, exemplares iguais, segundo me pareceram, aos provenientes aqui da Quinta, mostraram no corte do pé côr intensamente amarela. É de advertir que esta Quinta dista apenas do mar, em linha recta cêrca de 1 kil.

O facto de uma planta das costas da Bretanha se encontrar também na costa portuguesa nada tem de extraordinário, e mesmo entre as Fanerogâmicas se podem citar dêstes casos.

24. **Clarkeinda caparidensis,** P. Cout. *forma gigantea* e *forma laevipes.*

Numa vala desta Quinta, contígua ao lugar onde colhi os exemplares sôbre que baseei a descrição desta espécie no meu trabalho anterior (*Basidiomicetas Novos para a Flora de Portugal* — 1932), encontrei em Outubro de 1932 um exemplar gigantesco, conforme, excepto nas dimensões sensivelmente duplas, aos exemplares da forma típica. Com efeito, esta *forma gigantea* tinha o chapéu com 16 cm. de largura (5–9 cm. no tipo), as lamelas de 15 mm. de largura (5–9 mm. no tipo) e o pé de 10 cm. de comprimento, 2,5 cm. de grossura no cimo e 3,5 cm. junto à base (no tipo 2–6 cm. de comprimento por 1,2–2,5 cm. de grossura).

Ainda desta espécie recebi em Fevereiro do corrente ano de 1934, um exemplar, colhido nos arredores de Cascais, no Pinhal da Marinha, com a forma e dimensões típicas, exemplar que veio demonstrar não estar o *habitat* da espécie limitado a uma pequena zona nos arredores de Caparide. Êste exemplar apresenta no entanto a respeito do tipo uma anomalia digna de nota — tem o pé liso, não escamoso: constitui uma forma *laevipes.*

25. **Derminus (Crepidotus) mollis** (Schaeff.) Schroet. *var. squamulosus*, P. Cout. — Pileo ut in typo gelatinoso-carnoso, molle, flaccido (nec carnoso-firmo ut in *C. calolepide*), 1–4 cm. lato (nec 0,5–1,5 cm.), pallido escamulis brunneo-rufescentibus variegato. Nos troncos: arredores de Lisboa; Ribeira de Caparide.

No meu *Catálogo* de 1919 esta variedade está confundida sob a mesma denominação com o *Crepidotus calolepis;* desta última espécie encontrei aqui há pouco óptimos exemplares sôbre as Oliveiras, e recebi também muito bons exemplares, provenientes do Pinhal da Marinha (arredores de Cascais), colhidos em Eucaliptos.

26. **Derminus (Galera) ovalis** (Fr.); *Galera ovalis,* Fr. — Na terra: Malveira, arredores de Cascais.

27. **Derminus (Simocybe) pusiola** (Fr.); *Naucoria pusiola,* Fr. — Na terra: arredores da Quinta da Ribeira de Caparide.

28. **Derminus (Simocybe) lacrimalis** (Batsch); *Naucoria lacrimalis* (Batsch.), Sacc.; *N. cerodes* (Fr.), Qélet. — Entre a relva dos caminhos: Ribeira de Caparide.

29. **Derminus (Simocybe) vervacti** (Fr.); *Naucoria vervacti,* Fr. — Na terra cavada das hortas; Ribeira de Caparide.

30. **Derminus (Simocybe) tabacinus** (DC.); *Naucoria tabacina* (DC.), Gill. — Na terra: arredores de Cascais.

31. **Derminus (Pluteolus) aleuriatus** (Fr.); *Pluteolus aleuriatus,* Fr. — No Pinhal da Marinha (Cascais).

32. **Inocybe fastibilis** (Fr.); *Hebeloma fastibile,* Fr. — Sintra, em companhia da *I. sinapizans.*

33. **Inocybe firma** (Pers.); *Hebeloma firmum* (Pers.), Massee. — Lisboa, próximo ao Campo-Grande.

34. **Inocybe Birrus** (Fr.); *Hebeloma Birrus,* Fr. — No Pinhal da Marinha (Cascais).

35. **Inocybe vatricosa,** Fr. — Sob os Pinheiros, no Alto do Moínho: Ribeira de Caparide.

36. **Inocybe sindonia,** Fr. — No Alto do Moínho, entre a relva: Ribeira de Caparide.

37. **Inocybe geophylla** (Sow.) Fr. *var. alba* (Schum.). — Na terra, em grupos: Pinhal do Estoril.

O P.e Torrend citou e descreveu uma *var. maxima* desta espécie, que é também de côr branca; mas essa torna-se principalmente no-

tável pelas dimensões (chapéu de 5-5,5 cm. de largura), emquanto esta que indico só pela côr se notabiliza, pois conserva dimensões normais (diâmetro do chapéu 2-3 cm.). Julgo que esta *var. alba* não tinha sido ainda apontada em Portugal.

38. **Inocybe umbrinella**, Bres. — No Pinhal da Marinha (Cascais).

39. **Inocybe brunnea**, Quél. Em companhia da precedente, no Pinhal da Marinha.

40. **Inocybe eutheles** (Berk. et Br.) Massee. — No Pinhal do Estoril.

41. **Inocybe incarnata**, Bres. — Nos Pinhais do Alto Estoril.

42. **Inocybe similis**, Bres. — Pinhal da Marinha (Cascais).

Exemplares fracos e muito novos; determinação um tanto duvidosa.

43. **Inocybe decipiens**, Bres. — No Pinhal da Marinha (Cascais).

Espécie, segundo julgo, apenas conhecida até agora da parte boreal da Itália; muito característica pelas elevadas dimensões e aspecto um tanto discordante do das espécies congéneres. Vi e conservo no Herbário óptimos exemplares.

44. **Inocybe perbrevis** (Weinm.), Fr. — No Pinhal da Marinha (Cascais).

Notável pelas pequenas dimensões do pé, que nos meus exemplares são exageradamente pequenas, oscilando entre 1-2,5 cm. de comprimento por 4-7 mm. de grossura na parte superior, emquanto o diâmetro do chapéu é de 2-4 cm.

45. **Inocybe muricellata**, Bres. — No Alto do Moínho, sob os Pinheiros.

46. **Naucoria (Lepidota) conspersa** (Pers.). — Nas ruas da Quinta, sôbre as fôlhas caídas, entre a relva.

RODOSPÓREAS

47. **Hyporrhodius (Leptonia) lazulinus**, Fr. — No Pinhal da Marinha (Cascais).

48. **Hyporrhodius (Leptonia) anatinus** (Lasch.) Fr. — Em companhia da anterior, no Pinhal da Marinha (Cascais).

49. **Hyporrhodius (Leptonia) chloropolius**, Fr. — No Alto do Moínho, sob os Carrasqueiros: Ribeira de Caparide.

É esta espécie e não o *H. (Leptonia) euchlorus* (Lasch.), como disse no meu trabalho anterior (*Basid. Novos da Fl. de Port.* — 1932) a pág. 20, que encontrei nesta Quinta; exemplares mais numerosos

e mais perfeitos colhidos últimamente permitem-me agora esta correcção. O *H. (Leptonia) euchlorus* é pois espécie a riscar, até prova em contrário, da flora de Portugal.

50. **Hyporrhodius (Nolanea) rubida** (Berk.). — No Pinhal da Marinha (Cascais).

51. **Hyporrhodius (Entoloma) lividus** (Bull.) *var. roseus* (Cke.). — Arredores de Runa.

A determinação é duvidosa, pois disponho de um único exemplar e bastante imperfeito. A espécie está citada de Setúbal, como rara. A variedade é nova para o nosso país.

LEUCOSPÓREAS

52. **Agaricus (Omphalia) Epichysium**, Pers. — No caminho da Quinta paralelo ao muro que a devide da Cabeça Gorda: Ribeira de Caparide; nas faldas da Cabeça Gorda, em terreno inculto; nos arredores de Oeiras.

53. **Agaricus (Omphalia) reclinis**, Fr. — Nos arrelvados do Alto do Moínho: Ribeira de Caparide.

54. **Agaricus (Collybia) clusilis**, Fr. — No Pinhal da Marinha (Cascais).

É muito característica a forma e a largura, quási semicircular, das lamelas.

55. **Agaricus (Collybia) erosus**, Fr. — Em companhia do precedente.

56. **Agaricus (Clitocybe) subalutaceus**, Fr. — No Pinhal da Marinha (Cascais).

57. **Agaricus (Tricholoma) oreinus**, Fr. — No Pinhal da Marinha (Cascais).

58. **Agaricus (Tricholoma) amethystinus**, Fr. — No Pinhal da Marinha (Cascais).

59. **Agaricus (Tricholoma) cuneifolius**, Fr. *var. cothurnatus*, P. Cout. (nova var.). — Stipite deorsum squamulis brunneis punctato; odore farinae aliquantum rancidae; reliqua ut in forma typica.

No Alto do Moínho, encosta ao nascente: Ribeira de Caparide.

60. **Agaricus (Tricholoma) virgatus**, Fr. *var. curtipes*, P. Cout. (var. nova). — Minor, pileo 4–5 cm. lato (nec 6–11 cm.), cinerascente sed e fibrillis et squamulis nigris valde approximatis omnino fere nigro (nec fibrillis et squamulis nigris adsperso); stipite brevi, quam pileo minore, vix 2,5–3,5 cm. longo et 8–10 mm. crasso (nec 8 cm. et

ultra longo et 12 mm. crasso). — No Pinhal da Marinha (Cascais).

61. **Agaricus (Tricholoma) flavobrunneus, Fr.** — No Pinhal da Marinha (Cascais).

52. **Lepiota arenicola, Mén.** — Na terra de um vaso, à janela de uma casa em Cascais.

Completamente branca, com o chapéu carnudo, assetinado, subviscoso, e com o pé liso, fortemente intumescido-bolboso na parte inferior. Espécie das areias marítimas da Bretanha, muito próxima da *L. naucina*, da qual se distingue pelo chapéu não granuloso mas assetinado e subviscoso, pelas lamelas brancas, pelo anel mais persistente e sobretudo pelo pé muito mais grosso — bolbiforme na parte inferior. Dou esta determinação com tôdas as reservas, pois o exemplar é muito novo, não lhe encontrei esporos, e por outro lado conheço pouco a espécie, da qual não tenho descrição boa e completa.

63. **Lepiota holoserica, Fr.** — Numa vala da Quinta: Ribeira de Caparide.

64. **Amanita strobiliformis, Vitt.** — No cabeço de Bissesse: arredores de Cascais.

GASTROMICETAS

LYCOPERDÁCEAS

65. **Lycoperdon (Eulycoperdon) velatum, Vitt.** — Na terra inculta da Chamusca: Ribeira de Caparide; nos outeiros em volta de Caparide.

Quinta da Ribeira de Caparide, Estoril. — Abril de 1934.

ERRATA DE UM NÚMERO ANTERIOR

Nos meus *Basidiomicetas Novos*, de 1932, na pág. 14, 1.ª linha, onde se lê: **Coprinarius (Psathyrella) clivensis (B. et Br.)** leia-se: **Coprinarius (Panaeolus) clivensis (B. et Br.)**.

ÍNDICE POR AUTORES

Pág.

Coutinho (António Xavier Pereira) — *Basidiomicetas Novos para a Flora de Portugal* 199

Fernandes (Abílio) — *Nouvelles études caryologiques sur le Genre «Narcissus» L.* 3

INDICE POR AUTORES